

Die Feinstruktur der Exkretionsorgane von Octopus

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

des

Fachbereichs Biologie (23)

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

ASTRID WITMER

aus Nürnberg

Berlin 1972

Die Feinstruktur der Exkretionsorgane von Octopus

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

des

Fachbereichs Biologie (23)

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

ASTRID WITMER

aus Nürnberg

Berlin 1972

1. Gutachter: Prof. Dr. Georg KÜMMEL
2. Gutachter: Prof. Dr. Jürgen BRANDENBURG

Tag der mündlichen Prüfung: 2. Oktober 1972



Meinem lieben Mann

meinem Töchterlein Birke und

meinen beiden Elternpaaren



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG	1
Übersichtsbild	6
2. MATERIAL UND METHODEN	7
Danksagung	9
3. HAUPTTEIL	
I. Das Kiemenherz	
Lichtmikroskopische Besprechung	11
Elektronenmikroskopische Befunde	11
"Lückenzelle" im Epithel	12
"Rhagozyten" in der Blutlakune	18
Diskussion	25
Vergleich: Podozyten-Rhagozyten	28
Abbildungen	30
II. Der Kiemenherzanhang	
Lichtmikroskopische Besprechung	50
Elektronenmikroskopische Befunde	50
"Riesenvakuolen" im Blutsinus	54
Podozyten	54
"Lückenzellen" im Oberflächenepithelgewebe	56
Diskussion	
Vergleich zwischen Schlitzmusterung von	
Podozytenausläufern und	
Rhagozytenpalten	63
Abbildungen	69
III. Die Kiemenherztasche	
Lichtmikroskopische Besprechung	92
Elektronenmikroskopische Befunde	92
Zellgestalt	
Oberfläche	93
Mittlerer Zytoplasmabereich	94
Basales Labyrinth	95
"Lückenzelle" im Epithel	96
Bindegewebe	97
Diskussion	98
Abbildungen	103

IV.	Die Venenanhänge	117
	Lichtmikroskopische Besprechung	117
	Elektronenmikroskopische Befunde	119
	Zellgestalt	
	Apikalregion	119
	Mittlere Zytoplasmazone	120
	Basales Labyrinth	121
	"Lückenzelle" im Epithel	121
	Lumen	123
	Diskussion	124
	Abbildungen	136
4.	SCHLUSSGEDANKEN	132
5.	LITERATURVERZEICHNIS	153

DIE FEINSTRUKTUR DER EXKRETIIONSORGANE VON OCTOPUS

Die in der Arbeit behandelten Systeme sind schon frühzeitig anatomisch und lichtmikroskopisch untersucht worden. Wenn auch die ungenaue Darstellung des einflussreichen französischen Biologen CUVIER (1817) zutreffendere Ergebnisse bis hin zu VIGELIUS (1880) und BAUER (1909) überschattet hat, so haben sich doch schliesslich die Angaben von HANCOCK (1861) und GROBBEN (1884) als zutreffend durchgesetzt. Danach zeigen die Exkretionsorgane von Octopus folgenden anatomischen Aufbau:

Die median gelegene Hohlvene teilt sich ungefähr in der Körpermitte des Tieres in zwei symmetrisch nach rechts und links auseinanderweichende Seitenäste auf, die jeweils eine Kammer durchziehen (bezeichnet als: Harnsack, Nierensack, Nephridien: nach STROHL, 1924; Bauchfelltaschen: nach BROCK, 1879; Emuntorien: nach STROHL, 1924). Innerhalb jedes dieser beiden Harnsäcke vereinigt sich nun der jeweilige Hohlvenenseitenast mit je einer Abdominalvene, wobei die gesamte im Harnsack enthaltene Venenoberfläche mit auffällig gelappten Auswüchsen versehen ist (den Venenanhängen).

Jeder den Harnsack verlassende Venenast mündet in eines der paarigen Kiemenherzen, die auch als Hilfsorgan des Kreislaufs angesehen werden können.

Von dort aus fliesst das Blut in zwei Richtungen weiter: 1) entweder in die paarigen Kiemen, oder aber 2) in den jeweiligen Kiemenherzanhang (auch als Pericardialdrüse bekannt, GROBBEN, (1884).

Jeder Kiemenherzanhang ragt in einen dickbauchigen Cölomsack

hinein (Kiemenherztasche: nach NAEF, 1912; Visceropericardialhöhle: nach VIGELIUS, 1880; Pericardialraum, "Wimperntrichter" in Anlehnung an die Verhältnisse bei Anneliden: GROBBEN, 1884; Nierentrichter, Pericardialtrichter, Renopericardialkanal), welcher kurz vor der Ureterpapille verjüngt in den jeweiligen Harnsack einmündet.

Damit ist die Beschreibung dieser geradezu "in sich geschlossenen" Anordnung vollständig.

Eine derart auseinandergezogene Niere, die der strengen Architektur eines Wirbeltiernephrons oder einer Crustaceen-antennen-drüse entbehrt, ist von HANCOCK (1861) als "diffused kidney" bezeichnet worden. Es lassen sich hierbei aber auch histologisch ganz deutlich vier Teile unterscheiden:

Es erscheint sinnvoll, von den Kiemenherzen auszugehen, da diese als "Weiche" zwischen dem Blutkreislauf und dem exkretorischen Geschehen dienen, indem sie einerseits zwar in den Blutkreislauf eingeschaltet sind, andererseits aber als Teil des Exkretionssystems aufgefasst werden müssen aufgrund von Gewebeeigenheiten ("spongiös": v. SIEBOLD, 1848; GRIMPE, 1913; "muskuloglanduläre Organe": STROHL, 1924), sowie der Blutversorgung der Kiemenherzanhänge, in denen ja offensichtlich der Primärharn gebildet wird (GROBBEN, 1884).

Die Kiemenherzanhänge stehen mit den Kiemenherzen in direkter Verbindung und sind diesen auch in ihrer Feinstruktur gut vergleichbar. HANCOCK (1861) nennt sie "fleshy appendages" und sieht in ihnen "a rudimentary form of the lymphatic system". Auch VIGELIUS (1880) betrachtet sie als verkümmerte Organe, deren frühere möglicherweise exkretorische Tätigkeit nun den

Venenanhängen zugefallen ist. GROBBEN (1884) spricht dann in seinen "Morphologischen Studien" zum ersten Male klar die Vermutung aus, dass es sich bei den Kiemenherzanhängen von mollusken Decapoden und Octopoden definitiv um Exkretionsorgane handeln müsse, und belegt sie mit dem Namen "Pericardialdrüsen". Ihre Oberfläche sei von Cölomepithel überzogen, das sich in verringerter Höhe auch in die Schlitzte fortsetze, welche in das Organinnere führten. Die Höhle selbst sei von einem ganz anders gearteten Zelltyp ausgekleidet, welcher keine zusammenhängende Deckschicht bilde; vielmehr ragen die einzelnen Epithelzellen hier bauchig und von verschiedener Grösse in die Höhle hinein. Ihre apikalen Einschlüsse sollen die Färbung des Organs bedingen.

Jeder Kiemenherzanhang wird von einer Kiemenherztasche umgeben. Es handelt sich hierbei um einen Abschnitt der sekundären Leibeshöhle (CLAUS, HATSCHEK aus GROBBEN, 1884). Die sekundäre Leibeshöhle gilt allgemein als bei den Cephalopoden sehr ausgeprägt (NAEF, 1912), hat aber bei den Octopoden ihre stärkste Rückbildung unter den Cephalopoden erfahren (BROCK, 1880; GROBBEN, 1884). Für diese aus fünf Kammern (den paarigen Harnsäcken, den paarigen Kiemenherztaschen, und der unpaaren Genitalhöhle) zusammengesetzte sekundäre Leibeshöhle der Cephalopoden stösst man häufig auf den aus dem Echinodermenbereich entlehnten Ausdruck "Wassergefässsystem" (KROHN, 1839), welches nach HANCOCK (1861) der Wasserabscheidung dienen soll. Die zu den Exkretionsorganen zählenden Kiemenherztaschen sind von einem einschichtigen, hohen flimmernden Zylinderepithel ausgekleidet (GROBBEN, 1884), wobei die Wimpern eine ansehnliche Zottenschicht durchsetzen.

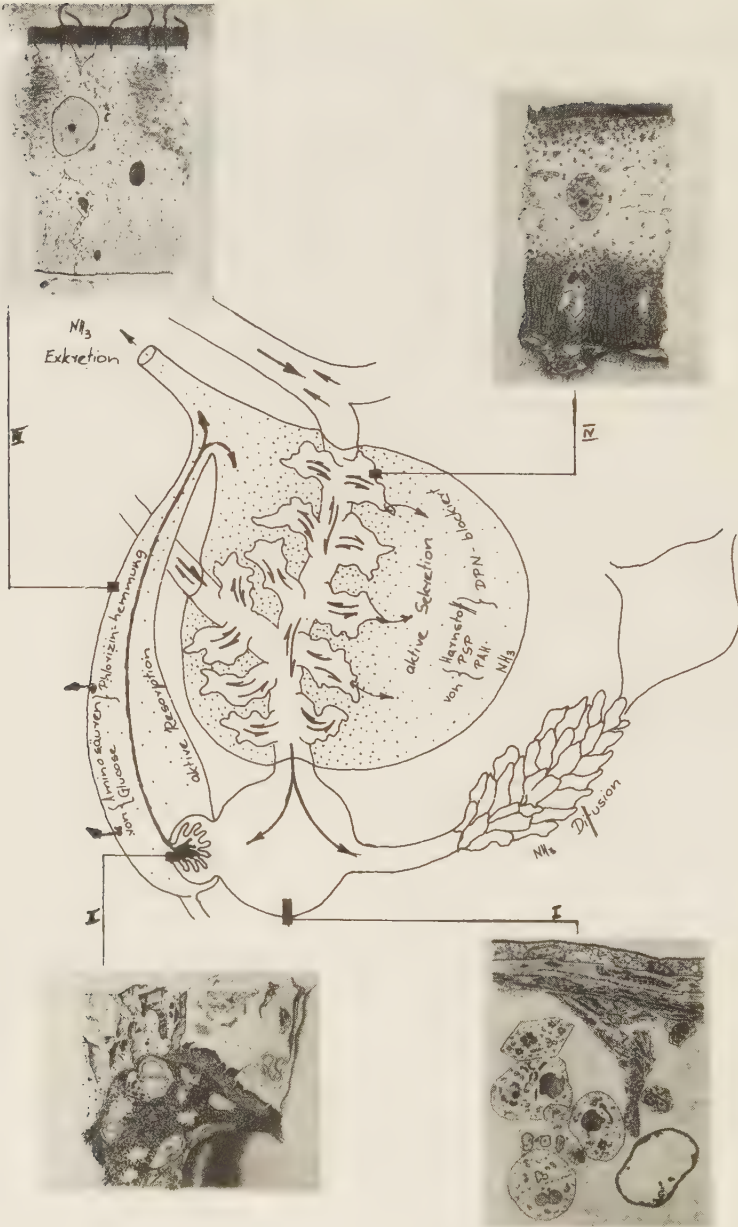
Wie das Cölomepithel, so besteht auch das Epithel der Venenan-
hänge lediglich aus einer Zellschicht. Ihre Bedeutung erfährt im
Laufe der Zeit verschiedenste Auslegungen: VIGELIUS (1880)
setzt die Venenanhänge, in Anlehnung an die Arbeit CUVIER's
(1817) mit dem Exkretionsorgan als solchem gleich. Andere Auto-
ren verstehen unter dem Exkretionsorgan bereits die Venenanhänge
mitsamt den sie umgebenden Harnsäcken (HUXLEY, 1853; HANCOCK,
1864; BOBRETZKY, 1877). GROBBEN (1884) geht dann noch ein Stück
weiter und bezeichnet die Venenanhänge mit der sie umschliessenden
Harnkammer als nur einen Teil des gesamten Exkretionssystems.
Die Venenanhänge als solche werden von SOLGER (1881) und KO-
WALEWSKY (1889) wegen ihrer Fähigkeit Indigokarmin in ihren Zel-
len abzulagern, den Harnkanälchen der Wirbeltiere gleichgesetzt (aus
GRIMPE, 1913). Bei dem Harnsack selbst soll es sich nach den
embryologischen Untersuchungen von NAEF (1912) geradezu um einen
"Anhang" der Kiemenherztasche handeln, da die Ureterpapille ur-
sprünglich vom Renopericardialkanal gebildet werde, an den sich der
Harnsack sekundär anschliesse.

Die teilweise hervorragenden lichtmikroskopischen Arbeiten alter
Autoren sind mit der Einführung der elektronenmikroskopischen Tech-
nik von neuem in den Blickpunkt der Morphologie gerückt. Der Grund
dafür liegt wohl hauptsächlich in der Herstellung von guten Übersichts-
bildern, die mit Hilfe der Lichtmikroskopie ermöglicht werden.
Gerade diese Übersichtsbilder sind jedoch mit der elektronenmikro-
skopischen Technik nicht erreichbar (langsameres Eindringen
der Fixierungsmittel und sehr begrenzter Bildausschnitt), so dass
trotz der hohen elektronenmikroskopischen Auflösung (sie

liegt um das Tausendfache unter der lichtmikroskopischen) lichtmikroskopische Untersuchungen weiterhin unentbehrlich bleiben, wenn man Irrtümer ausschliessen will.

Es gibt ausserdem sicherlich mehr als ein Beispiel dafür, dass eine lichtmikroskopische Darstellung besonderer Strukturen die elektronenmikroskopische an Richtigkeit übertrifft: so hat etwa ZIMMERMANN (1933) die Podocyten von Säugern lichtmikroskopisch klar mit Ausläufern und deren Verzweigungen (Pedicellen) gezeigt, während PEASE und BAKER (1950) eben diese Pedicellen elektronenmikroskopisch als ein von Zellen unabhängiges Netzwerk, und die zwischen Zelleib (der Podocyten) und Ausläufern (Pedicellen) befindlichen Interzellularen als Artefakt gedeutet haben.

Bei der hier vorliegenden Behandlung der Feinstruktur der Exkretionsorgane von Cephalopoden handelt es sich keineswegs mehr um Neuland; denn es bestehen hierüber bereits eine Reihe von Arbeiten (KÜMMEL, 1967; SCHIPP und SCHÄFER, 1969; SCHIPP und SCHÄFER, 1971; SCHIPP et al., 1971); jedoch stammen die Ergebnisse von decapoden Tintenfischen (Sepia officinalis). Die Untersuchung an Octopus kann daher als Ergänzung der bisherigen Befunde dienen.



Das Schema ist verändert nach:

GOODRICH, E.S.: The study of nephridia and genital ducts 1895.

Quart. J. Micr. Sci. 86, 115-392 (1945), und

TURCHINI, J.: Contribution à l'étude de l'histologie de la cellule renale. L'excrétion urinaire chez les Mollusques.

Arch. Morph. gén. exp. 18, 7-241 (1923).

und die dort eingezeichneten Eintragungen sind zusammengestellt nach den Arbeiten von:

HARRISON, Florence M. und A.W. MARTIN: Excretion in the Cephalopod, Octopus dofleini.
J. exp. Biol. 42, 71-98 (1965).

MARTIN, A.W. und Florence M. HARRISON: Excretion. Chapter 11, in: Physiology of Mollusca, Vol. II. WILBUR, K.M. und C.M. YONGE (Eds.), Academic Press: New York und London 1966.

POTTS, W.T.W.: Ammonia excretion in an octopus.
Fed. Proc. 22, 662 (1963).

POTTS, W.T.W.: Aspects of excretion in the molluscs.
Symp. zool. Soc. Lond. 22, 187-192 (1968).

Material und Methoden

Die Anfertigung meiner Arbeit habe ich nicht an der Freien Universität vorgenommen und war damit als Gast auf mehrere Institute angewiesen. Dies brachte Schwierigkeiten technischer Art mit sich, so dass meine Aufmerksamkeit weniger darauf gerichtet sein konnte, die ideale Fixierung herauszuarbeiten, als vielmehr Fixierungsflüssigkeiten so weit vorzubereiten, dass sie mit einem Minimum an Aufwand einsatzfähig waren, ohne durch Transport oder Post in Mitleidenschaft gezogen worden zu sein. Es lässt sich daher über die Wirkung der einzelnen Fixierungsmittel auf die Exkretionsorgane von *Octopus* kein abschliessendes Urteil abgeben. Es hat sich lediglich herausgestellt, dass die Osmiumfixierung unter den gegebenen Umständen am günstigsten war.

Beschaffung des Materials

Folgende Gewebe wurden mir zugesandt:

- Octopus dofleini* (Kiemenherzanhang, Kiemenherztasche, Venenanhänge)
- Octopus vulgaris* (Venenanhänge und ein ganzes Tier),
- Eledone cirrosa* (Venenanhänge),
- Octopus briareus* (2 Tiere),
- Octopus joubini* (1 Tier).

Die Tiere wurden zunächst betäubt, wobei dem Meerwasser tropfenweise Ethanol zugegeben wurde (auf 2,5% der Gesamtmenge), bis sie nach 15 - 30 Minuten genügend entspannt waren; dann wurden sie dekapitiert.

Lichtmikroskopische Methoden

Die Gewebe wurden mit einem Pikrinsäure-Essigsäure-Formol-Gemisch nach BOUIN, oder mit einer Natriumphosphat-Kaliumphosphat-Formol-Gemisch (Neutral-gepuffertes Formalin) fixiert. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxilin nach HEIDENHAIN, oder HARRIS ' Hämatoxilin-Eosin; und eingebettet wurde in Paraffin. Die Schnittdicke betrug zwischen 6 μ und 20 μ .

Elektronenmikroskopische Methoden

Fixiert wurde bei 4°C mit:

- 1) 1%iger gepufferter Osmiumsäurelösung nach PALADE (1952);
- 2) 6%iger gepufferter Glutaraldehydlösung nach MILLONIG (1961);
- 3) 2,5%iger gepufferter Glutaraldehydlösung mit und ohne osmotisch aktive Substanzen (3% NaCl).

Eingebettet wurde in Epon 812 nach LUFT (1961), oder Durcupan ACM, einem Einbettungsmittel auf der Basis von Araldit.

Für Ultradünnschnitte stand ein MT-2 Ultramikrotom mit einem Diamantmesser und zur Untersuchung der Feinstruktur ein PHILIPS 200 Elektronenmikroskop (von Dr. K.M. TOWE, Smithsonian Inst., Washington, D.C.) zur Verfügung.

Die besten Fixierungsergebnisse wurden mit meerwasser-gepufferter 1%iger Osmiumsäure erzielt. Dabei erwiesen sich die Venenanänge als die empfindlichsten Gewebepartien; das stimmt gut mit Befunden von MAUNSBACH et al. (1962) überein, welche am entsprechenden Teil des Wirbeltiernephrons, nämlich den proximalen Tubuluszellen, die grössten Fixierungsschäden beobachteten, während die Zellen des distalen Tubulus, des Sammelkanals oder gar die Podocyten sich als recht widerstandsfähig herausstellten.

Danksagung

Die Besonderheit meiner Lage - Empfang des Themas in Berlin einerseits, Durchführung der Arbeiten und Untersuchungen in Washington andererseits - verpflichtet mich einem grossen, räumlich weit auseinanderliegenden Kreis von Persönlichkeiten zu aufrichtigem Dank.

In erster Linie danke ich meinem verehrten Doktorvater, Herrn Prof. Dr. Georg KÜMMEL, Freie Universität Berlin, für die Aufgabenstellung, die wissenschaftliche Führung meiner Arbeit über die weite Entfernung hinweg, für die aufbauende Kritik an meinen Zwischenergebnissen und das Verständnis für meine persönlichen Sorgen.

Besonderer Dank verbindet mich auch mit Herrn Dr. Clyde ROPER, Smithsonian Institution, Washington D.C., an den ich mich in jeder Situation wenden konnte und der sich im freundschaftlichen Geiste eines echten Wissenschaftlers bei den geeigneten Stellen für mich einsetzte. Ihm verdanke ich den Kontakt mit einem grossen Teil der unten aufgeführten Persönlichkeiten und deren Entgegenkommen bei Schwierigkeiten, mit denen ich allein nicht fertig geworden wäre.

Hierher gehört die Bekanntschaft mit Herrn Dr. Kenneth M. TOWE, Smithsonian Institution, dessen Grosszügigkeit ich über 2 Jahre hinweg die praktisch uneingeschränkte Benutzung seiner technischen Geräte und Einrichtungen verdanke, wie z.B. Elektronenmikroskop PHILIPS 200, Ultramikrotom MT-2, Diamantmesser und Dunkelkammer, einschliesslich der zu allem unerlässlichen kritischen und technischen Hilfeleistung.

Sehr verpflichtet bin ich auch Herrn Frank DENYS, Medical Dental School of the Georgetown University, Washington D.C., für all die Zeit, die er aufgebracht hat, um mich bei technischen Fragen und Problemen zu unterstützen; aber auch

Frau Dr. Rita COLWELL und Herrn Pater Arthur CONIFF, Georgetown University, Washington D.C.,

Herrn Dr. Frank O. PERKINS, Virginia Institute of Marine Science at Gloucester Point, Virginia,

Herrn Dr. Pedro und Frau Mariza GULLINO, National Institute of Health, Bethesda, Maryland, und

Herrn Thomas PHELAN und Herrn Don DEAN, Smithsonian Institution, Washington D.C.,

bin ich aus gleichem Grunde Dank schuldig.

Für die Materialbeschaffung danke ich herzlich

Herrn Dr. Aaron ROSENFELD, Bureau of Commercial Fisheries, Oxford, Maryland, der mir freundlicherweise auch mehrfach einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte,

Frau Dr. Katharina MANGOLD, Banyuls-sur-mer, Frankreich,

Herrn Dr. Gilbert VOSS, Institute of Marine Science, Miami, Florida, und

Herrn Dr. Hermann KUMPF, Tropical Atlantic Biological Laboratory, Miami, Florida.

Für die grosse Hilfe bei der Beschaffung der Literatur gilt mein Dank

Herrn Leo LAROUCHE und Mitarbeitern, Georgetown University, und besonders

Herrn MARQUART und Mitarbeitern, Smithsonian Institution, Washington D. C., und

Herrn Dr. H.-M. BORCHERT, l. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin.

I. DAS KIEMENHERZ

Wie in der Einleitung begründet, soll mit der Betrachtung der in zweifacher Hinsicht so augenfälligen Kiemenherzen begonnen werden: denn erstens liegt hier unzweifelhaft ein Bluttransport (von den Hohlvenen in die Kiemenvenen) vor; aber darüber hinaus hat die eigenartige Natur des Gewebes (spongiös: v. SIEBOLD, 1848; GRIMPE, 1913; musculo-glandulär: STROHL, 1924) die Autoren immer wieder eine exkretorische Tätigkeit vermuten lassen. Ebenfalls bemerkenswert ist die unmittelbare Verbindung der Kiemenherzen mit den Orten der Primärharnbildung, den Kiemenherzanhängen, welchen sie aufgrund des in ihrem Innern entwickelten Hochdruckes rhythmisch einen Teil des Blutes zuführen.

Lichtmikroskopisch heben sich im Kiemenherzen zwei Baueinheiten (Abb. 1.) deutlich voneinander ab: 1) die solide Wand und 2) der mit verschiedenartigen Zellen locker durchsetzte Innenraum. Das Elektronenmikroskop zeigt jedoch, dass der Feinbau dieser Organe innerhalb des Exkretionssystems am hochentwickeltsten ist. Allein die Kiemenherzwand setzt sich aus sechs verschiedenen Zelltypen zusammen: (von aussen nach innen) den Epithelzellen, Lückenzellen, Fibrozyten, Muskelzellen, Nervenzellen und den Endothelzellen (Abb. 2a, b.). Die volle Wandstärke des Organs beträgt um 4-30 μ . Davon entfallen auf die eigentliche Epithellage (Abb. 3a, b.), die einer Basalmembran aufsitzt, bis zu 7 μ . Diese trägt an ihrer Oberfläche einen Stäbchensaum (GROBBEN, 1884). Die einzelnen Mikrovilli besitzen eine Länge von ~0,5 μ und werden von Filamenten durchzogen. Auch werden Filamentauswüchse beobachtet ("surface coat", ITO, 1965; FAWCETT, 1965), die eine enge Beziehung zum äusseren Blatt der Zellmembran zeigen (Abb. 3a.).

Der Stäbchensaum geht von den eigentlichen Epithelzellen aus, die im Höchstfalle den gesamten Raum zwischen Mikrovilli und Basalmembran einnehmen, deren Zellbreite jedoch ein Vielfaches dieser Höhe beträgt. Ein Tangentialschnitt der Epithelregion liegt nicht vor, aber die Transversalschnitte lassen vermuten, dass die apikalen Zellgrenzen sehr verschlungen sind. Sie werden durch stark ausgeprägte Schlussleisten zusammengehalten, die der "Zonula adhaerens", nicht aber Desmosomen entsprechen (FARQUHAR und PALADÌ, 1963). Mitunter sind die lateralen Zellgrenzen stark gewunden (Abb. 3a.); an solchen Stellen lässt sich ein ausgeprägtes Fibrillennetz verfolgen. Das vesikelreiche Grundplasma dieser Zellen ist mit Dictyosomen, Mitochondrien und freien Ribosomen gut besetzt (Abb. 3b.); es zeigt auch Multivesikularkörper (DeDUVE, 1959; DAVID, 1970), ist aber durch kein besonderes Filamentgeflecht ("terminal web") von dem Zytoplasma der Mikrovilli abgehoben. Endoplasmatisches Retikulum ist gut sichtbar. Am stärksten hervortretend ist der Kern, entsprechend der Zellform von abgeflachter (diskusförmiger ?) Gestalt (Abb. 2a.).

In dieses Epithel ist ein zweiter Zelltyp eingeschoben, der charakteristisch für alle Epithelien des Exkretionssystems von Octopus ist. Er ist gekennzeichnet durch membrangebundene osmiophile Granula (Abb. 3b.), durch seine örtliche Beziehung zur Basalmembran und durch seine Fähigkeit zur Bildung von Interzellularen. Ich bezeichne ihn daher als "Lückenzelle" (= lückenbildende Zelle). Die Lückenzellen der verschiedenen Exkretionsepithelien unterscheiden sich auffallend; im Kiemenherzen, zum Beispiel, sind sie sehr flach ausgezogen; ihre Höhe liegt um $\sim 0,26-3,0\mu$, ihre Breite um $\sim 4-20\mu$. Das Zytoplasma ist mit Vesikeln durchsetzt; man sieht auch gelegentlich mehrere Mitochondrien. Den augenfälligen Bestandteil bilden jedoch

die osmiophilen Granula. Ein Kernanschnitt gelingt seltener; jedoch unterscheiden sich diese Kerne in Grösse und Gestalt nicht von denen der Epithelzellen. An den Lückenzellen treten Interzellularspalten von $\sim 1-3,4\mu$ auf, d.h. ihre Grösse steht hinter der des Zellkörpers zurück. Darüber hinaus brauchen die Interzellularen des Kiemenherzepithels nicht unbedingt vollständig von Lückenzellen eingefasst zu sein, vielmehr teilen sich oftmals Lückenzellen und Epithelzellen in ihre Bildung (Abb. 2a, b, 3b.); man sieht daher in manchen Anschnitten derartige Interzellularen nur zwischen Epithelzellen liegen.

Gelegentlich treten in den Lückenzellen beachtliche Einschlusskörper auf (Abb. 4.), die von mehreren Membranen umgeben sind und vesikuläre Untereinheiten aufweisen können; diese liegen zwischen $\sim 2\mu$ und $\sim 3,3\mu$.

Die das Kiemenherzepithel abschliessende Basalmembran (BRUCHHAUSEN und MERKER, 1967) ist mitten in der Kiemenherzwand gelegen (Abb. 2a, b, 3b, 4.), und bildet offensichtlich keine eigentliche Schranke zum Blutraum hin, wie das im Kiemenherzanhang der Fall ist. Denn der Basalmembran liegen von innen her lückenlos Elemente an, welche die Elastizität und Festigkeit der Kiemenherzwand ausmachen; es handelt sich dabei um die Fibrozyten, Muskel- und Nervenzellen. Die Fibrozyten (Abb. 2a, b.) sind in unmittelbarer Nachbarschaft der Basalmembran zu finden und möglicherweise an deren Aufbau beteiligt. Jedoch lassen sie sich gelegentlich auch bis an den Blutsinus verfolgen. Ihr Verlauf ist in seiner Richtung nicht festgelegt (GRAY, 1968), ihre Gestalt langgestreckt bis zu $\sim 23\mu$, bei sehr geringem Durchmesser von $\sim 0,06-3,4\mu$. Ihr Zytoplasma ist vesikelreich, besitzt Ribosomen und Mitochondrien, und offensichtlich auch Dictyosomen und Mikrotubuli; der Kern ist abgeflacht. Die Fibrozyten sind von einer collagenhaltigen

extrazellulären Matrix umgeben; eine Periodizität ist klar erkennbar. Sie ist von BAER (1942) erstmals mit $640\text{\AA}$ bestimmt worden. Dieser Wert ist noch im gleichen Jahre für die Collagenperiodizität von Loligo pealii bestätigt worden (SCHMITT et al., 1942). In die collagenhaltige Grundsubstanz sind die Muskelzellen zunächst locker eingebettet, welche die Kiemenherzwand dann mit einer mehrschichtigen Zellage zum Blutsinus hin abschliessen. Die einzelnen Zellen sind langgestreckt und überschreiten 30μ . Sie sind gekennzeichnet durch ihre Myofilamente. Zwei Filamenttypen sind deutlich unterscheidbar. Diese sind auch von ZEBE (1966/67) für die glatte Muskulatur von Mollusken beschrieben worden; nach seinen Messungen liegen die Durchmesser der dünnen Filamente um $50-80\text{\AA}$ und die der dicken um $150-1500\text{\AA}$. Weiterhin fallen die Muskelzellen auf durch ihren reichen Besatz mit Mitochondrien, deren Durchmesser $\sim 1\mu$ beträgt und deren Länge bis zu $\sim 3,5\mu$ verfolgt werden kann. In einigen Muskelzellen fällt eine Reihe von Vakuolen auf, deren Masse dem der Mitochondrien entspricht (Abb. 6 b.). Es könnte sich dabei um Fixierungsartefakte handeln.

Mit den Muskelzellen eng verbunden sind die Nervenzellen (GRAZIADEI, 1966). Und diese beiden Zellelemente (Abb. 2a.) sind es auch, die von der Kiemenherzwand aus den Innenraum in allen Richtungen durchziehen, als Flechtwerk, von festen Ankerpunkten ausgehend (Abb. 6a, b.). Aber abgesehen von dieser baulichen Besonderheit zeigt die Kiemenherzklunkne im allgemeinen die gleiche Zellzusammensetzung wie die Hohlvene und der Blutsinus der Pericardialdrüse: Endothelzellen, Amöbozyten, Muskelzellen und Nervenfasern (Abb. 2a, b.).

Von den hier aufgeführten Zelltypen treten nur die Muskelzellen in einem

festgefügtten Verband auf. Die Länge einer Einzelfaser ist auch hier nur bis zu $\sim 32\mu$ verfolgbar. Die Zellprofile haben ovalen oder eckigen Charakter (Abb. 7b, c.); in ihren Kernen ist das Chromatin gleichmässig verteilt und ein Nukleolus gut sichtbar. Immer wieder sind auch hier kleine Bläschen im Zytoplasma der Muskelfasern sichtbar, für die ich keine Erklärung habe (vakuolisierte Mitochondrien ?) und die ich daher als Artefakte ansprechen möchte. Die einzelnen Muskelfasern und -gruppen werden im allgemeinen direkt von der Blutflüssigkeit umspült; nur an manchen Stellen hat es den Anschein, als seien sie von einer basalähnlichen Membran umgeben und somit von der Blutlücke abgeschlossen. Stellenweise werden sogar Collagenprofile zwischen den Muskelfasern sichtbar; das würde übereinstimmen mit Befunden von BARBER und GRAZIADEI (1967b), die "collagen fibers and nerve fibers between muscle blocks" beschreiben. Auch fallen in Verbindung mit Muskelzellen osmiophile Granagruppen ins Auge. Diese $\sim 2-3\mu$ grossen Grana könnten zu Nervenfasern gehören, da sie sich meist in Strukturen befinden, die den von GRAY (1968) gezeigten "nerve cell bodies" in ihrer Feinaufteilung ähneln.

Auch im Blutsinus des Kiemenherzens sind Muskel- und Nervenzellen untrennbar miteinander verbunden (Abb. 7a.). Die Nervenfasern können völlig von Muskelzellen eingefasst sein "in a mesaxon-like fashion" (BARBER und GRAZIADEI, 1967b), sie können sich der Muskelfasern als "Führungsschienen" bedienen (GRAZIADEI, 1966), oder ringsum von Blutflüssigkeit umspült sein (BARBER und GRAZIADEI, 1967a), möglicherweise über längere Strecken hinweg. In diesen Nervenfasern, deren Durchmesser um $\sim 1-2\mu$ liegt, werden Mitochondrien nur im Anschnitt angetroffen, und neben Mikrotubuli auch membrangebundene osmiophile Granula von $\sim 1300\text{\AA}$, oder kleine Bläschen der Grösse $\sim 250-1500\text{\AA}$, die synaptischen Bläschen gleichen.

Der Muskelmantel des Kiemenherzens sowie das Muskelpfeilerwerk im Inneren dieses Organs, ist mit Endothelzellen unvollständig besetzt (BARBER und GRAZIADEI, 1965). Sie sind flach ausgezogen und entsenden oftmals schmale Fortsätze in die Blutlakune (Abb. 2a,b; 7c.). Ihr Zytoplasma erscheint sehr organelarm. Es muss jedoch betont werden, dass die Endothelzellen - ganz im Gegensatz zu den Verhältnissen in Hohlvene und Pericardialhöhle - mit der Basalmembran in der Kiemenherzwandung nicht in Berührung kommen, d.h. dass sie nur der Muskulatur anliegen.

Bei den Mollusken wird nur ein Blutzelltyp beschrieben, der wegen seiner Bewegungsfähigkeit von CUÉNOT (1900) mit dem Namen "Amöbozyte" belegt worden ist (Abb. 2a; 5; 6a; 8a.). Die Bedeutung dieser Amöbozyten wird von LOEB (1927) in einem Sammelreferat ausführlich behandelt. Elektronenmikroskopisch werden sowohl für Gastropoden (STANG-VOSS, 1970), als auch für Lamellibranchiaten (RUDELL, 1969) mehrere Formen dieser Amöbozyten beschrieben. Beide Unterteilungsversuche betreffen jedoch völlig verschiedene Gesichtspunkte: so trennt STANG-VOSS zwischen Formen mit und ohne Einschlüssen, während RUDELL die Granula besonders beleuchtet. Er unterscheidet zwischen "acidophilic" (elektronendichten), "basophilic" (elektronenlichten) und "agranular" (granula-losen) Amöbozyten.

Ebenfalls werden für Cephalopoden deutlich verschiedene Amöbozyten erwähnt (BARBER und GRAZIADEI, 1965), doch wird weder in Bild noch Text näher darauf eingegangen. Auch ich selbst konnte etwaige zytoplasmatische Unterschiede nicht deutlich machen. Ob das an der Fixierungsmethode liegt, oder an der Abwesenheit solcher struktureller Differenzierungen bei Cephalopoden, kann ich zu diesem Zeitpunkt nicht entscheiden. Die Amöbozyten des Kiemenherzens sind

meist oval bis abgerundet. Ihr Umfang beträgt um $\sim 5-10\mu$. Sie sind gekennzeichnet durch einen grossen hufeisenförmig gebogenen Kern (Abb. 8c.). Das Zytoplasma ist reich an Organellen; es enthält Dictyosomen, Mitochondrien, endoplastisches Retikulum, das sich zu auffallenden Zisternen erweitern kann (bis zu $\sim 1\mu$), und zwei Arten von Granula. Die einen sind stark osmiophil, abgerundet und von einer unregelmässig verlaufenden Membran locker umgeben (Abb. 8a.). Ihre Grösse liegt zwischen $\sim 0,16\mu$ und $\sim 1,1\mu$. Diese scheinen sich aus den anderen, elektronenlichteren Granula heraus zu entwickeln, da Übergangsstadien zwischen den beiden Granulatypen hier und da beobachtet werden (Abb. 8c.). Sie sind rundlich in ihrer Form und werden von einer gewellten Membran eng umgeben. Ihre Grössenverhältnisse sind denen der stark osmiophilen Granula ziemlich ähnlich. Die Amöbozyten können aneinandergelagert sein (STANG-VOSS, 1970). Mitunter findet man Amöbozyten mit anderen Zellen (Endothelzellen?, Muskelzellen?,) innige Verbindungen eingehen. Das Zytoplasma scheint hier im Abbau begriffen zu sein.

Die Blutlakunen sind erfüllt von dem sauerstofftragenden Blutprotein, das die Blaufärbung des Molluskenblutes bewirkt, und daher von FREDERICQ (1878) als "Hämocyanin" bezeichnet worden ist (nur in manchen Mollusken wird Hämoglobin angetroffen). Aus der Arbeit von VanBRUGGEN et al. (1962) geht hervor, dass es sich bei dem einzelnen Hämocyaninmolekül um einen Zylinder von $\sim 300\text{\AA}$ Durchmesser und $\sim 140\text{\AA}$ Höhe handelt; ERIKSSON-QUENSEL und SVEDBERG (1936) haben sein Molekulargewicht mit 2.700.000 bestimmt, und BARBER und GRAZIADEI (1965) haben seine Fähigkeit zur Kettenbildung im Blutgefäss von Octopus festgehalten.

Bei der bisherigen Aufzählung der im Kiemenherzen vorkommenden

Zellelemente ist ein Zelltyp unberücksichtigt geblieben, der sonst nirgendwo im Exkretionssystem von Octopus auftritt, und daher als ein wesentliches Merkmal des Kiemenherzens gewertet werden muss. Dieser Zelltyp zeichnet sich aus 1) durch sehr eigentümliche Zelleinschlüsse und 2) durch eine hochdifferenzierte Plasmamembran (Abb. 2a.). Es handelt sich hierbei jedoch um einen Zelltyp, der weder auf das Kiemenherz, noch auf die Cephalopoden beschränkt ist, und als "hochspezialisierte Bindegewebszelle" bei allen Molluskengruppen beschrieben worden ist. Diese Zellen werden daher sowohl in vergleichenden Arbeiten innerhalb der Molluskengruppen behandelt (WETEKAMP, 1915; STROHL, 1924), als auch mit Zellen aus Wirbeltierstützgeweben verglichen (RENAUT, 1880; BROCK, 1883; SCHAFFER, 1910). Diese Zellen sind unter einer Vielfalt von Namen in die Literatur eingegangen, in welche KISKER (1923) und später BAECKER (1932) Ordnung zu bringen suchen. Im Laufe der Jahre ist die Liste der Namen weiter angewachsen, und so erscheint es um des besseren Verständnisses willen angebracht, einen weiteren Ordnungsversuch zu unternehmen.

Dieser lichtmikroskopisch einer Fettzelle vergleichbare Zelltyp (LEYDIG, 1879; SCHAFFER, 1910; FERNANDEZ, 1966) mit gelblichen bis grünlichen Einschlüssen ist 1848 erstmals von LEUCKARDT beschrieben worden, und späterhin mit folgenden Bezeichnungen belegt worden:

für Cephalopoden mit:

nucleated granular cells	HANCOCK (1861)
Zellen mit grünen bis gelben	
Einschlüssen	MEYER (1906)
polygonale Zellen	STROHL (1924)
ovoide Drüsenzellen mit	
hyalinem Grundplasma	SCHIPP und SCHÄFER (1969)

für Gastropoden mit:

Bindesubstanzzelle	LEYDIG (1850)
Kalkzelle	LACAZE-DUTHIERS (1859)
tissu fibreux hyalin	RENAUT (1880)
Plasmazelle	BROCK (1883)
vesicular cell	RAY LANCASTER (1884)
LEYDIG'sche Zelle	CUÉNOT (1892)
myoblast	ANDRÉ (1906)
zellig-blasige Bindesubstanz	SCHÄFER (1910)

Blasenzelle

NOLD (1919), heute gebräuchlich!

interstitielle Bindesubstanz	KISKER (1923)
pore cell	PLUMMER (1966)
globular cell	FERNANDEZ (1966)
	ROGERS (1969)
fibroblast	NISBET und PLUMMER (1968)
	BALEYDIER et al. (1969)

für Lamellibranchiaten mit:

nicht-zellige Blasen	LANGER (1856)
Schleimzelle	FLEMMING (1871)
Lakune	KOLLMANN (1877)
Glycogenzelle (Glucogenz.)	PEKELHARING (1902)

LANGER'sche Blase

am gebräuchlichsten!

"brown cell"

RUDELLE (1969)

Der Ausdruck "brown cell" scheint auf einem Missverständnis zu beruhen: RUDELLE stützt sich bei dieser Namenswahl nämlich ausdrücklich auf eine Zusammenstellung von HAIGLER (1964), die folgendermassen aussieht:

brown cell = pigment cell ≠ LEYDIG cell.

Jedoch weisen die von den verschiedenen Autoren mit "brown cells" bezeichneten Zelltypen gerade das Merkmal auf, das nämlich die sogenannten LEYDIG'schen Zellen kennzeichnet.

Eine solche Fülle der Benennungen für einen einzigen Zelltyp ist ein klarer Ausdruck für das wechselnde Erscheinungsbild dieser Zellen, dem sich Morphologen und Physiologen immer wieder gegenübersehen. Es gilt daher, ein unveränderliches Kennzeichen zu bestimmen, das den physiologischen und morphologischen Wechselverhältnissen nicht unterworfen ist. Mit Hilfe des Elektronenmikroskops zeigt es sich, dass solch ein unveränderliches Kennzeichen eine von Spalten unterbrochene Zelloberfläche ist (Abb. 9a, b.). Ich schlage daher den Namen "Rhogozyte", = die spaltenbesetzte Zelle, vor (vom griechischen $\rho\acute{\alpha}\chi\eta, \rho\acute{\alpha}\chi\eta\varsigma$ = Spalt, Ritze, Mulde, Vertiefung, schmaler Gang) und werde diese Benennung auch auf den entsprechenden Zelltyp der anderen Molluskenklassen übertragen.

Die im Kiemenherzen von Octopus vorkommenden Rhogozyten sind in dem Muskelzellflechtwerk anzutreffen, das den Innenraum dieses Organs durchzieht. Ihre Gestalt ist meist oval, man findet jedoch auch zugespitzte Formen (Abb. 8a.). Im Querschnitt fällt auf, dass die Kiemenherzwand schmal ist im Vergleich zur Gestalt der Rhogozyten (Abb. 5.), d.h. dass die Rhogozyten auch grössenordnungsmässig die auffallendsten Zellkörper des Kiemenherzens sind. Ihr Durchmesser liegt zwischen $\sim 12\mu$ und $\sim 30\mu$. Die bis zu $\sim 8\mu$ grossen Kerne zeigen gleichmässige Chromatinverteilung und können einige Nucleoli besitzen. Das den Kern umgebende endoplasmatische Retikulum ist oftmals erweitert ("perinucleäre Cisternen", STANG-VOSS, 1970). Am ausgeprägtesten ist diese Erweiterung in der Nachbarschaft der zahlreichen Mitochondrien (Abb. 16; 12b, d.): hier legt sich das ribosomenbesetzte endoplasmatische Retikulum als Zisternen von bis zu 1,6 μ Weite direkt um die Mitochondrien. Ähnliche Zisternenbildungen werden auch an Dictyosomen beobachtet (Abb. 10a.) ; diese betragen bis zu $\sim 0,5\mu$ (DAVID, 1970).

Das Zytoplasma der Rhagozyten zeichnet sich besonders aus durch seine vesikuläre Grundstruktur und eine Vielfalt von verschiedenartigen Einschlüssen.

1) Man trifft zunächst einmal membrangebundene Grana mittlerer Elektronendichte an (Abb. 10a.), deren Grösse um $\sim 0,75-1,5\mu$ misst. Es könnte sich dabei um Cytosomen handeln.

2) Dann finden sich innen hohle, stabförmige Einschlüsse vom Durchmesser $\sim 0,4\mu$ bis $\sim 0,7\mu$. Sie sind nicht nur zahlreich, sondern können mit ihrer Länge (über 20μ) die gesamte Zelle durchziehen (Abb. 10b.). Diese "Stäbe" werden aus einer wechselnden Anzahl von ineinandergeschachtelten Membrankomplexen aufgebaut (Abb. 11a, b.). Der Inhalt dieser Einschlüsse gleicht im wesentlichen dem sie umgebenden Zellplasma, er ist lediglich dichter gepackt (Abb. 12a - d.). Vergleichbare Strukturen sind kürzlich im Säugeruterus beschrieben worden (CROMBIE, (1972).

3) Weiterhin fallen Einschlüsse der Grösse $\sim 1-3\mu$ durch ihre meist bizarr verlaufenden Ränder auf (Abb. 8a; 16.). Ihr Inhalt ist homogen, und zeichnet sich aus durch eine ovale bis abgerundete elektronenlichte innere Zone, die sich von einer dunkleren Peripherie abhebt. ABRAHAM et al. (1969), sowie GALINDO und IMAEDA (1966) zeigen Lipidtropfen im Säugergewebe, die den oben beschriebenen Einschlüssen gleichen. Sie sind auch für das Säugernephron beschrieben worden, in der Podocyte von MAUNSBACH (1966) als Typ III, und im proximalen Tubulus von ZELANDER (1959) und ERICSSON (1964).

4) Eine andere Gruppe von Einschlüssen fällt durch ihre Heterogenität auf. Ihre Gestalt ist rundlich bis oval (Abb. 13a.), und kann zwischen $\sim 1\mu$ und 23μ messen, d.h. sie kann fast den gesamten

Zelleib ausfüllen. Im einfachsten Falle (Abb. 10b.) zeigen sie eine einheitlich verteilte feingranulierte Grundsubstanz, mit ein oder mehreren stark osmiophilen Untereinheiten verschiedener Grösse; unter diesen Untereinheiten können sich auch Lipidtropfen oder myelinähnliche Membranknäuel befinden (Abb. 13a.), oder "Stäbe" (Abb. 13b.), welche hier die feingranuläre Grundsubstanz ihres Wirtseinschlusses enthalten. Je grösser der Einschluss ist, desto lockerer verteilt erscheint die feingranuläre Grundsubstanz (Abb. 13c.), bis sie schliesslich kaum noch wahrnehmbar ist (Abb. 13d.). Jedoch bleiben Lipidtropfen, membranöse Strukturen sowie in Auflösung begriffene Zytoplasmateile weiterhin sichtbar. Es könnte sich bei diesem Erscheinungsbild möglicherweise um Zytolysomen (DAVID, 1970) handeln.

5) Ausserdem liegen "grobkörnige" Einschlüsse vor, die ebenfalls einen Grossteil der Zelle einnehmen können, und die wohl mit den von WONDRAK (1969) und WOLBURG-BUCHHOLZ (1972) in Rhogozyten beschriebenen Glycogenansammlungen übereinstimmen (Abb. 14.).

6) In Rhogozyten, deren Zytoplasma offenbar in Auflösung begriffen ist, werden noch eine Reihe weiterer heterogener, stark elektronendichter Einschlüsse beobachtet. BALEYDIER et al. (1969) beschreiben derartige Zellkörper mit ihren vereinzelt aufgequollenen Zisternen aus ER-resten und bezeichnen sie als im Abbau oder Übergang begriffen. Auch STANG-VOSS (1970) bemerkt, dass man diese Zellen in allen Stadien des Abbaus antreffe.

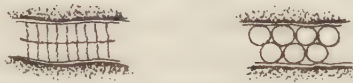
Als eigentliches Erkennungsmerkmal der Rhogozyten möchte ich die Differenzierung der Zelloberfläche betrachten (vergleiche dazu auch BUCHHOLZ et al., 1971; WOLBURG-BUCHHOLZ, 1972). Schon bei der Wahl eines beliebigen Querschnittes fällt ein "Kerbenmuster"

(Abb. 7c.) auf, das zumindest Teile der Zytoplasmamembran in erstaunlicher Regelmässigkeit unterbricht. BALEYDIER et al. (1969) stellen fest, dass ungefähr 50% der Membran diese "sillons" zeigen. Erst ein Flachschnitt bringt die Erklärung für dieses Verhältnis: bei den Einkerbungen handelt es sich nämlich um Schlitzze, welche die Zellmembran, wenn auch in lockerer Anordnung, so doch nur in einer Richtung durchfurchen (Abb. 8b; 9a, b.). Dies gilt jedenfalls auch für die Austernrhozyte von Crassostrea virginica (RIFKIN et al., 1969), während die bei Gastropoden ausführlich untersuchten Rhozytenschlitzze, z.B. von Arion rufus (WONDRAK, 1969) eher Serpentinengleichen, und die von Cepaea nemoralis WOLBURG-BUCHHOLZ, 1972) als mäanderförmig bezeichnet werden.

Diese Schlitzze besitzen eine festgelegte Öffnungsweite, deren Wert bei Octopus zwischen 250Å und 325Å liegen müsste, bei Austern mit 410-420Å (RIFKIN et al., 1969) und 260-300Å RUDDLELL und WELLINGS, 1971) angegeben wird, und bei Gastropoden auf 350Å (WOLBURG-BUCHHOLZ, 1972) geschätzt wird. (In Octopusrhozyten werden unter anderem auch rundliche Öffnungen angetroffen (Abb. 9a.), die ungefähr das Doppelte der gewöhnlichen Schlitzweite betragen, ~515Å). Die Länge dieser Schlitzze schwankt; und da letztere gewöhnlich mehrfach unterteilt sind, bleibt für die einzelnen zusammenhängenden Schlitzstrecken selten mehr als ~1µ Länge (Abb. 8b.).

Jeder dieser Spalte zeigt ganz deutlich eine strenge "Schlitzmusterung" ("überbrückende Fibrillen", WONDRAK, 1969), die möglicherweise vom äusseren Blatt der Einheitsmembran ihren Ausgang nimmt. Zwei Muster sind gut unterscheidbar: 1) eine Leiterstruktur (Abb. 9b.), welche in der Mitte eine Längsstreifung aufweist, und 2) eine Gliederung in eine Doppelreihe von runden (oder zylindrischen ?) Elementen (Abb. 9a.), die gegeneinander versetzt sind (siehe hierzu auch

SCHMEKEL, 1972, Fig. 5, welche im Text jedoch keine Erwähnung findet).



Diese unterschiedlichen Muster wären erklärbar durch die verschiedenen sich ergebenden Schnittebenen.

Das den Schlitz benachbarte Zytoplasma erscheint elektronendichter als das übrige Zellplasma (Abb. 8b; 15.). In Schräg- und Querschnitten wird erkennbar, dass von jedem Schlitz aus sackartige, bis zu $\sim 0,26\mu$ grosse, Erweiterungen in das Zellinnere ziehen, und dass der Sitz dieses elektronendichteren Materials offensichtlich in den Kehlen zwischen Spalt und sackartigen Membraneinfaltungen zu suchen ist. Derartige "Säckchen" können aber auch zwei oder mehrere Schlitz überspannen (Abb. 15.), und dann eine Weite von $\sim 0,44\mu$ erreichen. Doch zeigen die "Säckchen" der Octopus-rhogozyten niemals die Ausdehnung, wie sie WONDRACK (1969), STANG-VOSS (1970) und BALEYDIER et al., (1969) für Gastropoden und RUDELLE (1969) für Lamellibranchiaten beschreiben. Die sackartigen Einsenkungen können bei Octopus bis zu $\sim 1\mu$ tief in das Innere des Zytoplasmas verfolgt werden; nach STANG-VOSS (1970) stehen sie mit dem glatten endoplasmatischen Retikulum in Verbindung. Jedoch hält WOLBURG-BUCHHOLZ (1972) aufgrund von Serienschnitten eine solche Verbindung für ausgeschlossen. Jede einzelne Rhogozyte ist von einer Oberflächenschicht umgeben, so dass sie gleich einer Insel vom Blutsinus abgeschlossen zu sein scheint. Da Collagenstrukturen in dieser Oberflächenschicht leicht nachweisbar sind (Abb. 17.), möchte man eine Ähnlichkeit mit der Basalmembran annehmen. Nach WOLBURG-BUCHHOLZ (1972) handelt es sich hierbei jedoch um eine Mukoidschicht, die sowohl die Oberfläche der Zelle überzieht, als auch ihre sackartigen Einsenkungen auskleidet (Abb. 15.).

Öftmals legen sich die Rhogozyten aneinander unter Rückbildung der dort befindlichen Membrandifferenzierungen. Von STANG-VOSS (1970) wird die Möglichkeit der Bildung eines synzytialen Zellverbandes angeschnitten, ein Thema, das schon auf LEYDIG (1850) zurückgeht. Wie solch ein Prozess im einzelnen ablaufen könnte, geht aus meinen Untersuchungen nicht hervor (SCHNEIDER, 1963). Es wäre denkbar, dass die Oberflächenschicht sowie das Spaltensystem der entsprechenden Membranpartie gleichzeitig zurückgebildet werden.

Diskussion

ALEXANDROWICZ (1960) beschreibt die Kiemenherzwand von Sepia als dick und von spongiöser Beschaffenheit, durchdrungen von einem gewundenen Kanalsystem, das mit der zentralen Lakune in Verbindung stehe. Diese Beobachtung habe ich bei Octopus nicht machen können. Es besteht möglicherweise in der Epithel-lage ein "Lückensystem", das von Epithel- und Lückenzellen gemeinsam gebildet wird; jedoch wird es durch eine Basalmembran vom Innenraum getrennt.

Die Lückenzellen der Kiemenherzwand zeichnen sich aus durch einen gedrungenen Zelleib, durch unregelmässige Verteilung und der damit verbundenen nur teilweisen Auskleidung eines verhältnismässig schwach entwickelten "Lückensystems".

SCHIPP und SCHÄFER (1969) beschreiben am Kiemenherzepithel von Sepia einen basalen Faltenapparat. Dieser wird bei Octopus nicht angetroffen. Das wäre auch insofern schwer verständlich, als Einfaltungen von Zelloberflächen stets mit einem Stofftransport in Zusammenhang gebracht werden (PEASE, 1956), und dieser müsste sich dann unterhalb der Basalmembran durch eine mehrschichtige Muskellage fortsetzen, bevor die Lakune erreicht ist.

Die Basalmembran tritt an einer, möglicherweise an zwei Stellen, auffallend in Erscheinung: 1) mitten in der Kiemenherzwand, wo sie Epithellage und Muskellage voneinander trennt und vielleicht 2) als Umhüllung der Rhogozyten, wodurch diese wie Inseln im Blutsinus liegen und gleichzeitig von ihm getrennt sind. SCHIPP und SCHÄFER (1969) berichten jedoch, dass die Rhogozyten von Sepia "direkt von Blutflüssigkeit umspült werden" und auch STANG-VOSS (1970) bemerkt, dass die Poren der Rhogozyten bei Helix "direkten Zugang zum umliegenden Bindegewebe" besitzen. Für WOLBURG-BUCHHOLZ (1972) besteht allerdings kein Zweifel über das Vorhandensein einer die Rhogozyten umgebenden Hüllsubstanz, die sie als Mukoidschicht anspricht.

Die "vermutlich von embryonalem Bindegewebe stammenden" (KISKER, 1923) Rhogozyten sind auch histochemisch immer wieder bearbeitet worden. Seit BARFURTH (1883/1885), BLUNTSTONE (1885) und CREYGHTON (1899) gilt ihr Glycogengehalt als erwiesen. Aber auch Kalk wird angetroffen (LACAZE-DUTHIERS, 1860; BROCK, 1883; BARFURTH, 1884: in der Sommerniere). SCHAFFER (1910) stellt dann bei Gastropoden eine gegenläufige jahreszeitliche Schwankung zwischen dem Auftreten von Glycogen und dem von Kalk fest; d.h. im Frühjahr sind die Rhogozyten reich an Glycogen, im Sommer und Herbst dagegen vornehmlich mit Kalk angefüllt. Als weiterer wichtiger Bestandteil der Rhogozyten wird in neueren Arbeiten das Lipofuscin angeführt (STEIN und MACKIN, 1955; BULGER et al., 1967; BUCHHOLZ et al., 1971; RUDELL und WELLINGS, 1971). FERNANDEZ (1966) hat nun ebenfalls eine solche gegenläufige jahreszeitliche Schwankung, und zwar zwischen Lipofuscin (im Frühjahr) und Glycogen, bei Gastropoden gefunden; er erklärt sich die

Lipofuscingrana als Produkte der Lipidoxydation im Winter. Auch berichtet er, dass ein Unterschied zwischen dem Lipofuscin der Rhagozyten und dem der Leber bestehe, Lipofuscin ist im Tierreich ausserordentlich verbreitet (DAVID, 1970) und wird unter anderem auch im Nephron von Primaten gefunden (ROSEN und TISHER, 1968, z.B.).

Das in Anhäufung und Abbau verschiedener Substanzen zum Ausdruck kommende Speicherungsvermögen der Rhagozyten hat die Autoren zu unterschiedlichen Schlussfolgerungen veranlasst. HECHT (1895), wie auch CUÉNOT (1892), hielten ihre Einschlüsse für die Produkte normaler Exkretion, und daher das Kiemenherz für ein geschlossenes Exkretionsorgan. BAECKER (1932) sieht jedoch in diesem Speicherungsvermögen eine Übereinstimmung mit den chondroiden und chordoiden Stützgeweben bei Wirbeltieren (RENAUT, 1880; CHATIN, 1894; SCHAFFER, 1910). BUCHHOLZ et al. (1971) weisen mit Trypanblau und Ferritin die Pinocytosetätigkeit der Rhagozyte nach; dass die Rhagozyte (wie so viele andere Zellen auch) Lackmus und Ammoniakkarmin aus ihrer Umgebung aufzunehmen vermag ("Karminathrozyte"), wird mehrfach berichtet (CUÉNOT, 1892; HECHT, 1895; KOWALEVSKY, 1889; KISKER, 1923). FERNANDEZ (1966), PLUMMER (1966) und BALEYDIER et al. (1969) bringen sie mit der Collagenbildung in Zusammenhang; SCHIPP und SCHÄFER (1969) vermuten eine blutbildende Funktion, aufgrund bestimmter Einschlüsse, die geordnetem Hämocyanin gleichen. Schliesslich nehmen RUDELL und WELLINGS (1971) "the movement and processing of biological fluids" an, welche sie mit der peripheren Spaltenstruktur und dem Vesikularnetz im Zellinnern erklären.

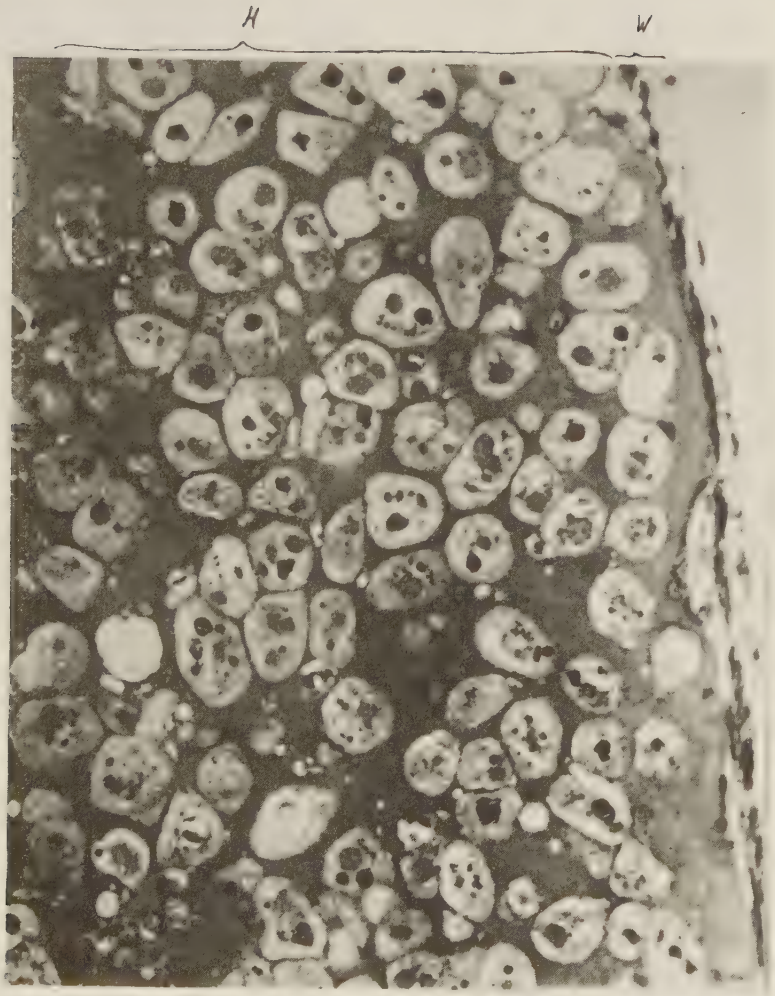
Überall, wo in Mollusken Bindegewebe auftritt, kann man auch mit dem Vorkommen von Rhagozyten rechnen. Bei den Lamellibranchiaten sind sie im ganzen Körper anzutreffen, besonders konzentriert jedoch im Aurikel (RUDELL und WELLINGS, 1971); bei den Gastropoden bilden sie "polsterartige Gewebeareale" (BAECKER, 1932) um Organe, Arterien, Muskeln, Nervengewebe (FERNANDEZ, 1966); bei den Cephalopoden kommen sie, nach Aussage von SCHIPP und SCHÄFER (1969), in grossen Mengen in Herz- und Kiemenherzwandung vor. Diese an Sepia gemachten Befunde kann ich zumindest für das Kiemenherz von Octopus nicht bestätigen.

Aber auch in Arthropoden sind seit langem Zellen bekannt, welche sich sehr gut dem Rhagozytentyp zuordnen lassen. Es handelt sich hierbei um die "Pericardialzellen" der Insekten (Zusammenfassung bei HOLLANDE, 1921; BOWERS, 1965; SMITH, 1968). Und in einer neueren Arbeit von STRANGWAYS-DIXON und SMITH (1970) sind Rhagozyten nun auch in Crustaceen angetroffen worden, als "podocytes of the gills".

Die Besprechung der Kiemenherzen soll mit einem Vergleich zwischen Rhagozyten und Podocyten (HALL, 1953) ihren Abschluss finden:

- 1) Vorkommen im Tierreich: Die Rhagozyte ist in der vorliegenden Form offenbar nur bei den Mollusken weit verbreitet, wird aber auch bei Arthropoden angetroffen, während Podozyten bis jetzt schon bei Mollusken, Anneliden, Arthropoden und Wirbeltieren (Zusammenfassung bei KÜMMEL, 1967) nachgewiesen worden sind.
- 2) Lage im Gewebe: Während die Podozyten vermutlich an Grenzen zwischen zwei Räumen gebunden sind, ist das bei den Rhagozyten offenbar nicht der Fall.

- 3) Art der Zelle: Bei den Mollusken leiten sich möglicherweise beide Zelltypen vom Bindegewebe ab; die Rhogozyten werden als hochspezialisierte Bindegewebszellen beschrieben; und CUÉNOT (1892) hat die Podozyten als "die Bindegewebszellen im Inneren der Pericardialdrüse" bezeichnet. Er hat bei beiden Zelltypen die Aufnahme von Ammoniakkarmin nachweisen können ("Karmin-athrozyten"). Allerdings habe ich feststellen können (siehe Abschnitt II), dass die Podozyten den inneren Raum des Kiemenherzanhangs begrenzen, und deshalb eher als Cölomepithelzellen bezeichnet werden müssen.
- 4) Art der Membrandifferenzierung: Bei den Podozyten ist ein Teil der Zelle zu besonders untergliederten Ausläufern "ausgestülpt" (das führt zur Bildung von Interzellularräumen zwischen Zelleib und Ausläufern); bei den Rhogozyten kann die gesamte Zelloberfläche an der Spaltenbildung beteiligt sein. Die Spalten erweitern sich zum Zellinnern hin; es entsteht so ein extrazelluläres Kanalsystem unterhalb der eigentlichen Zelloberfläche.
- 5) Beziehung zwischen Membrandifferenzierung und Basalmembran: Die jeweiligen Membrandifferenzierungen stehen mit der Basalmembran oder einer basalmembranähnlichen Auflage in enger Verbindung. Bei den Podozyten sitzen die Pedicellen der Basalmembran auf; bei den Rhogozyten ist der gesamte Zelleib möglicherweise von einer Basalmembran, oder wenigstens einer ihr ähnlichen Oberflächenschicht umgeben. Es gilt als bewiesen, dass die Basalmembran des Wirbeltiernephrons von den Podozyten ("epithelial cells") gebildet wird (KURTZ und FELDMAN, 1962). Solch ein Beweis steht für die Podozyten der Mollusken sowie für die Rhogozyten noch aus.



1.

320x

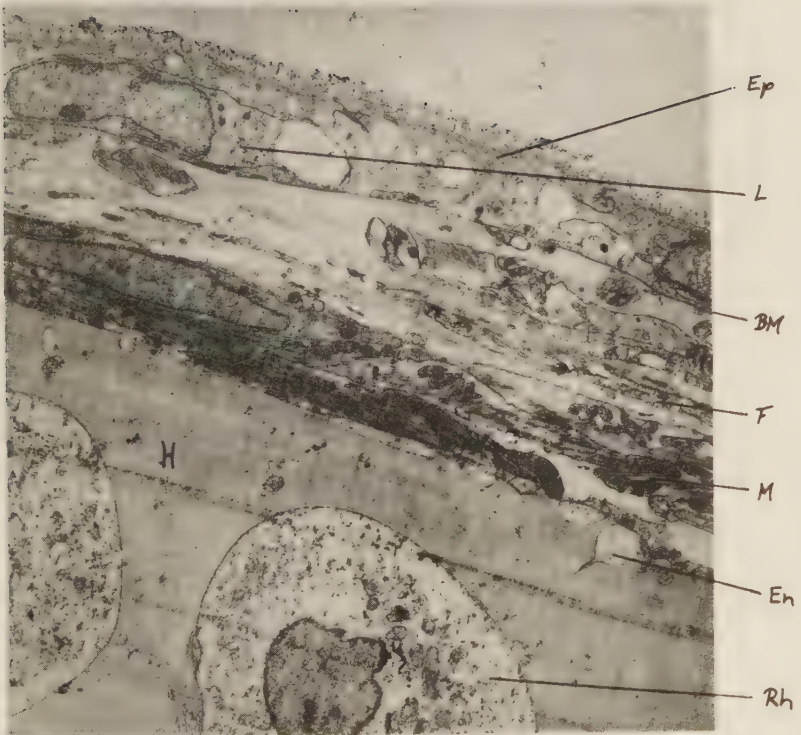
Abb. 1. Zwei Baueinheiten unterscheiden sich voneinander: die solide Wand (W), und der mit verschiedenartigen Zellen durchsetzte Innenraum (H).



2a

Abb.2. Übersicht über Bauelemente und Zelltypen, welche im Kiemenherzen angetroffen werden: 1) in der Kiemenherzwand: Epithelzellen (Ep), Lückenzenellen (L), Basalmembran (BM), Fibrozyten (F), Muskelzellen

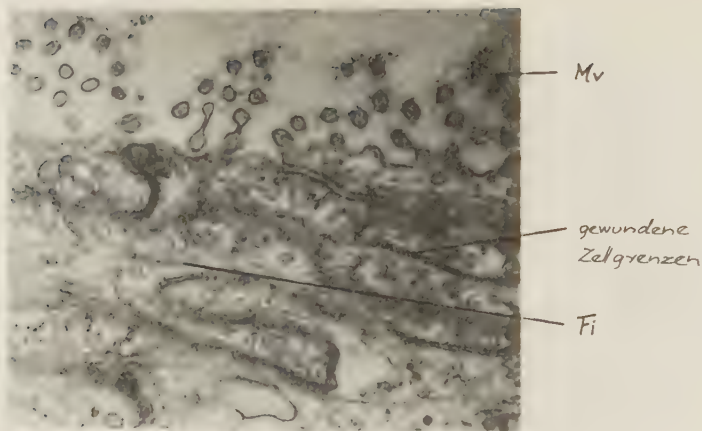
(M), verbunden mit Nervenzellen (Ne); Endothelzellen (En); 2) in der Blutlakune des Kiemenherzens: Blutzellen (A), Rhagozyten (Rh), Blutprotein Hämocyanin (H), zusammen mit Muskel- Nerven-, und Endothelzellen.



28.

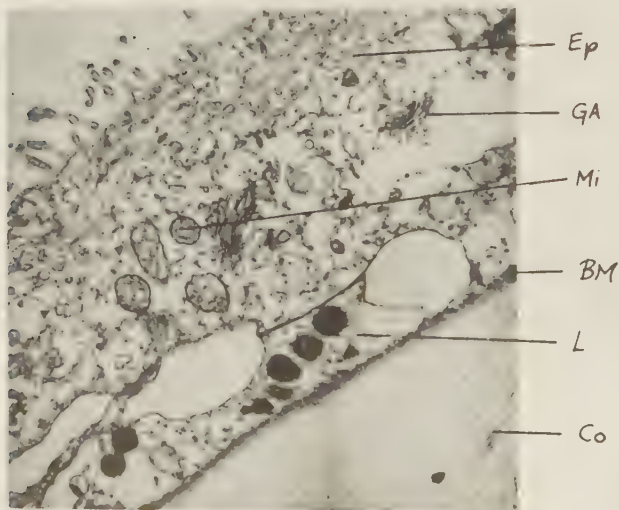
5,000 X

Abb. 2. Zelltypen der Kiemenherzwand: Epithelzellen (Ep), Lückenzellen (L), Fibrozyten (F), Muskelzellen (M), Nervenzellen (Ne) und Endothelzellen (En); im Innenraum (H) liegen Rhagozyten (Rh).



3a

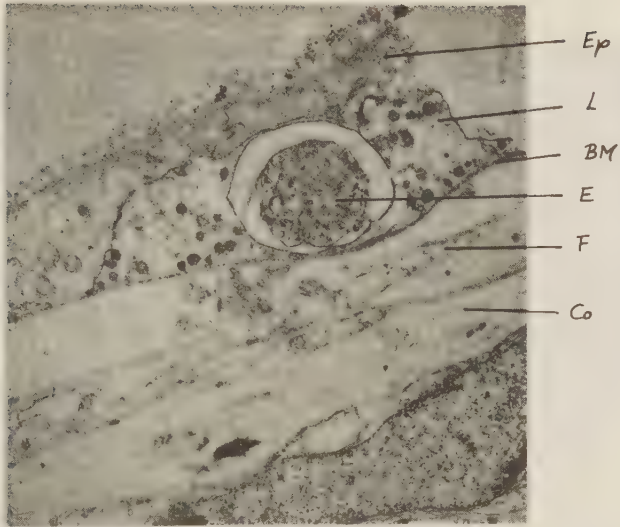
39 200 x



3b

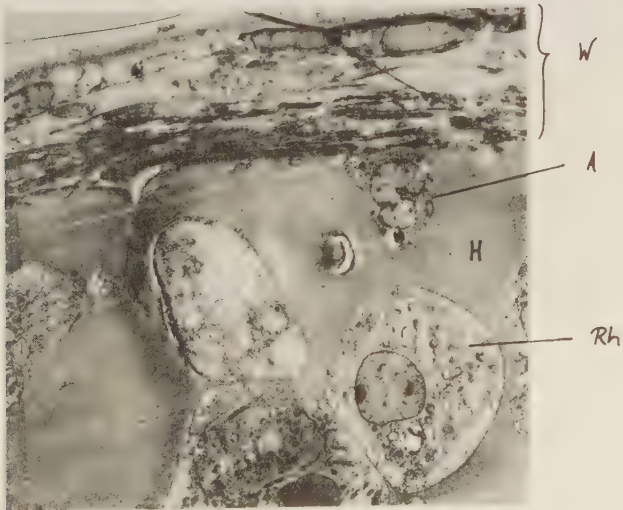
18, 900 x

Abb. 3. Die eigentliche Epithel-
lage besteht aus Epithelzellen
(Ep) und Lückenstellen (L), und
sitzt einer Basalmembran (BM)
auf; sie besitzt einen Stäb-
chensaum (Mv); Mikrovilli (Mv),
sowie Zytoplasma sind von
Filamenten (Fi) durchzogen.
Dictyosomen (GA), Mitochondrien
(Mi), Collagen (Co).



4

8,050x



5

2,450x

Abb. 4. Kiemenherzwand: in der Lückenzelle (L) ist ein Einschluss (E) sichtbar; Fibrozyt (F), Collagen (C).

Abb. 5. Kiemenherzwand (W) mit Innenraum (W); Blutzelle (A), Rhogocyte (Rh), Basalmembran (BM).



Abb. 6. Von der Kiemenherzwand durchziehen Muskelzellen (M) den Blutsinus (M) in allen Richtungen; Blutzelle (A), Rhogocyte (Rh).

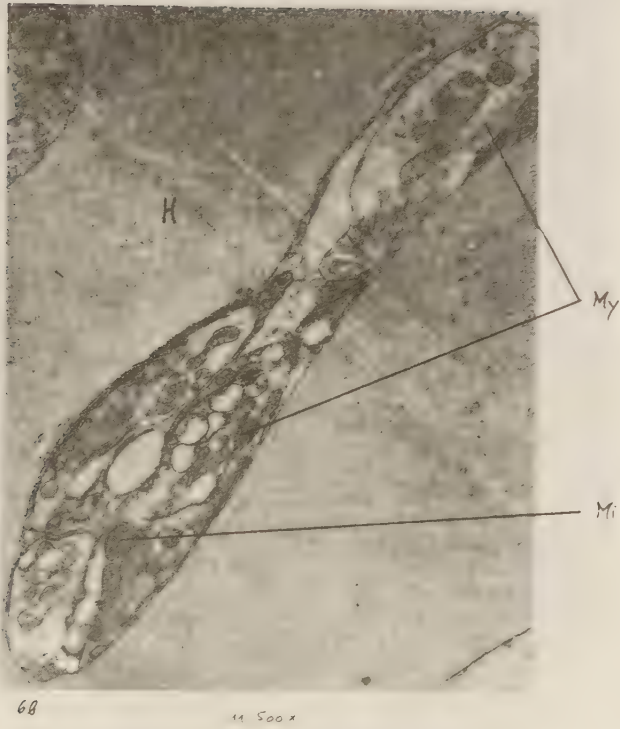


Abb. 6. Muskelfortsatz aus der Kiemenerzwand in die Blutlakune (H) hinreichend; Myofibrille (My), Mitochondrien (Mi).

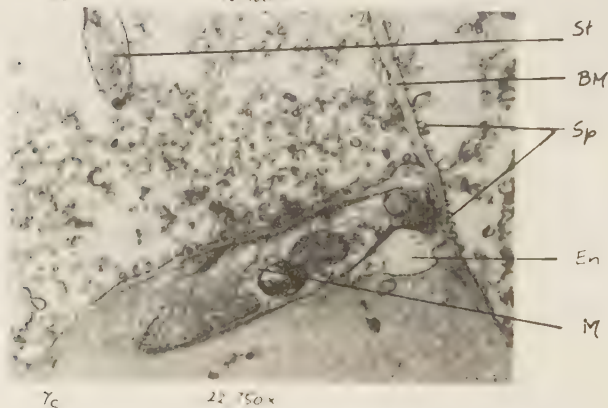
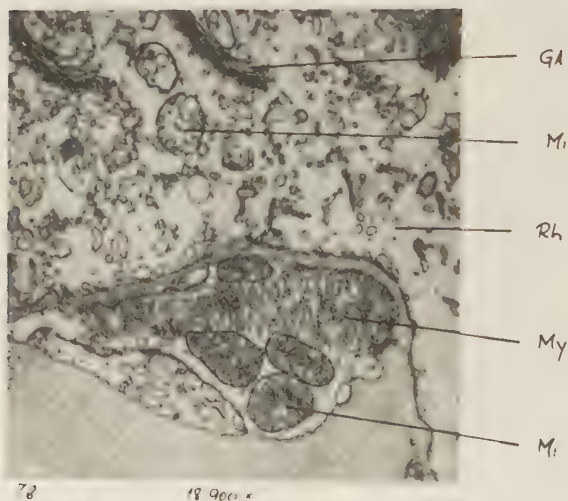
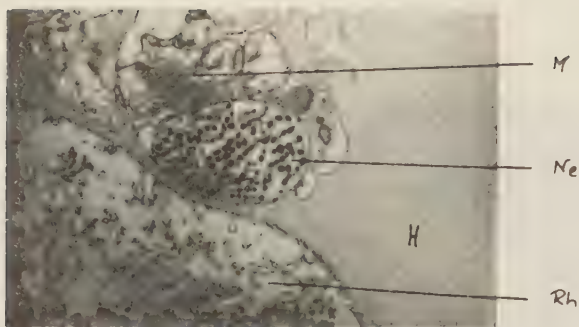
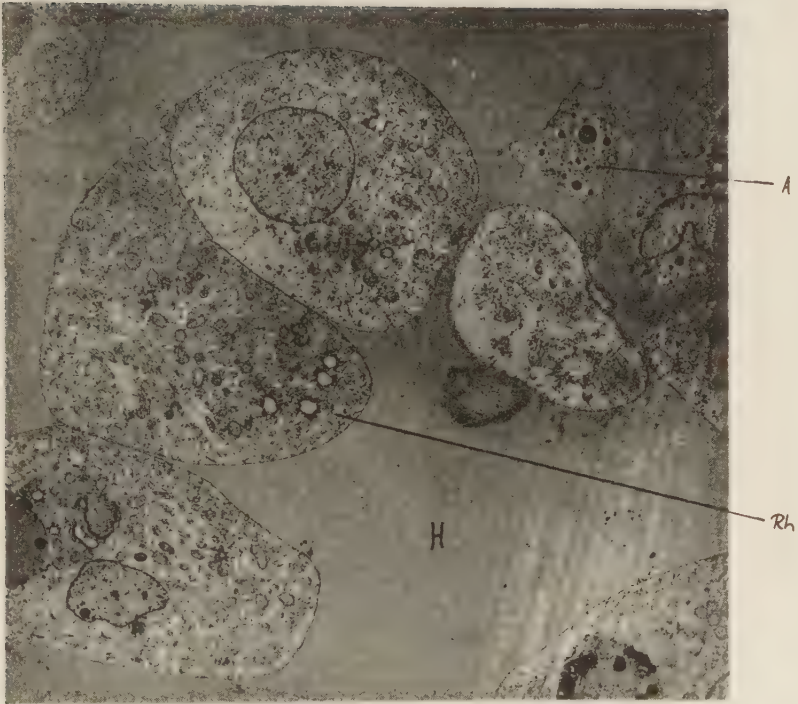


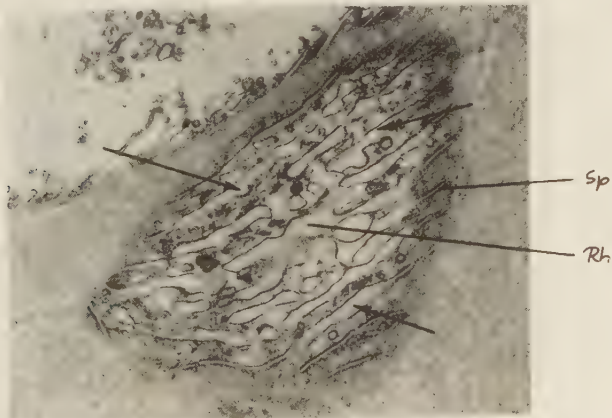
Abb. 7. Im Blutsinus (M) des Kiemenerzens sind Muskel- (M) und Nervenzellen (Ne) eng miteinander verbunden. Dictyosom

(GA), Myofilamente (My), Mitochondrien (Mi), Rhogozyten (Rh), mit eingekerbten Oberflächen (Sp) und basalmembranartigen Hüllen (BM); auch sind stabförmige Einschlüsse (St) sichtbar.



8a.

3,500 x

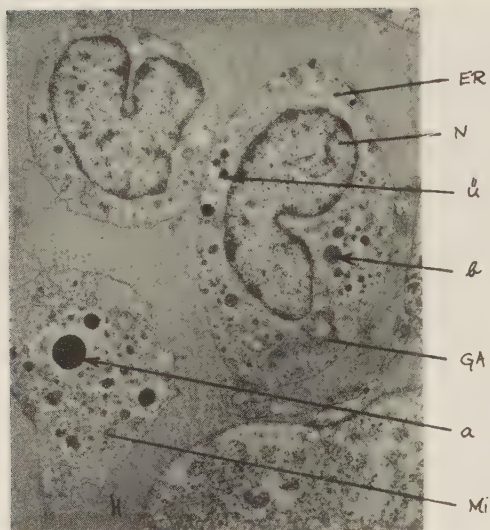


8b.

19,000 x

Abb. 8a. Rhagozyten (Rh) im Blutsinus (W); Amöbozyten (A).

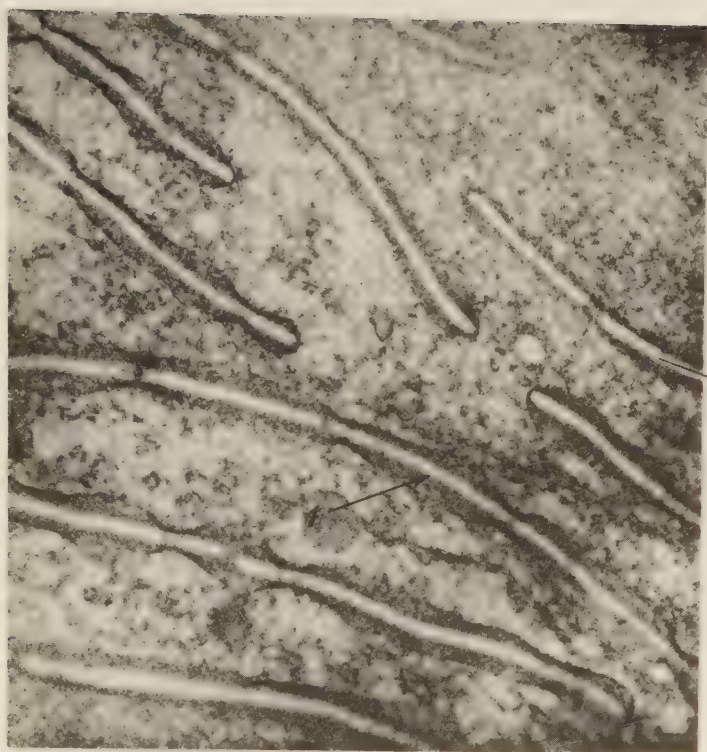
Abb. 8b. Flachschnitt einer Rhagozyten (Rh); Spalten (Sp) an der Zelloberfläche erweitern sich sackartig ins Zytoplasma hinein (→).



8c.

6,300x

Abb. 8. Die Amöbozyten (A) zeichnen sich aus durch einen hufeisenförmig gebogenen Kern (N). Das Zytoplasma ist organellenreich: Dictyosomen (GA), Mitochondrien (Mi). Zysternen (ER), zwei Arten von Granula (stark osmiophile $\Rightarrow$ a, die sich aus elektronenlichteren $\Rightarrow$ b, herausentwickeln; denn es werden Übergangsstadien $\Rightarrow$ ü zwischen beiden Granatypen beobachtet).



9a.

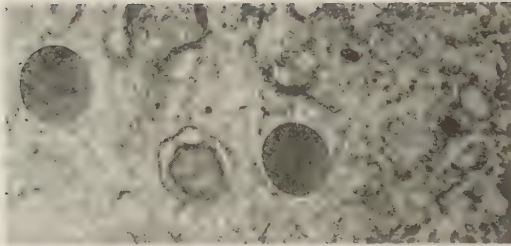
97,000 x



9b.

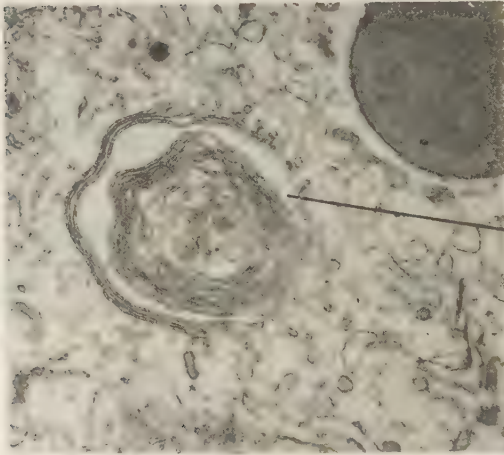
90,300 x

Abb. 9. Jeder Spalt (Sp) zeigt deutlich "Schlitzmusterungen", die entweder als runde Elemente ($\rightarrow 1$), oder als Leiterstruktur ($\rightarrow 2$) erkennbar sind.



10a

13,300x



10a

39,200x

Abb. 10. Man trifft membran-gebundene Grana an, die ausgesprochen rund erscheinen. Golgi-zysternen (GA).

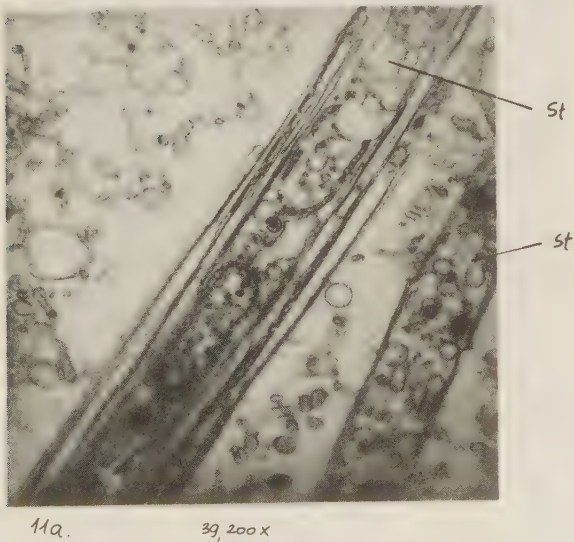
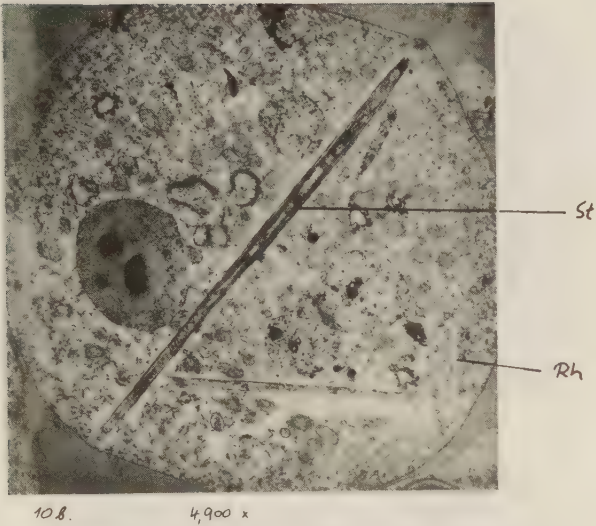
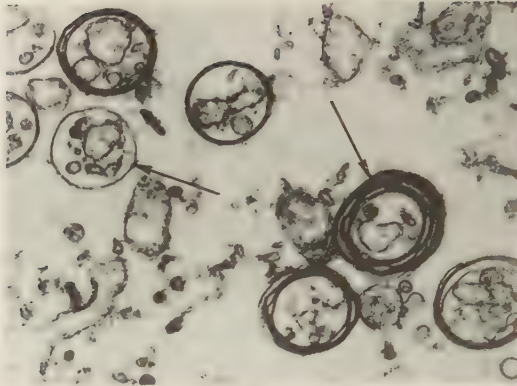


Abb. 10. Stabförmige Einschlüsse (St) können die Rhogozyten (Rh) in ihrer gesamten Länge durchziehen.

Abb. 11. Diese "Stäbe" (St) werden aus einer ganzen Anzahl ineinandergeschachtelter Membrankomplexe aufgebaut. Ihr Inhalt gleicht dem sie umgebenden Plasma.



11B

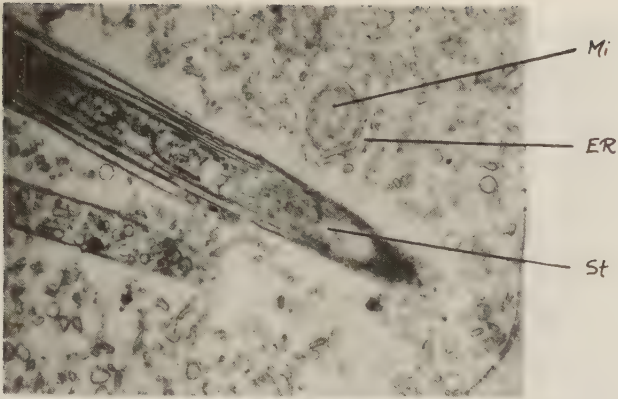
39,200 x



12a

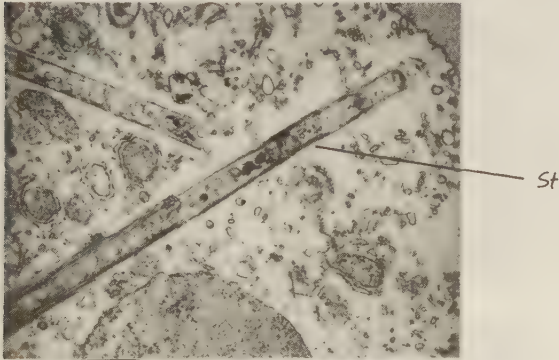
51,450 x

Abb. 11 . Im Querschnitt zeigt sich, wie unterschiedlich die Anzahl der Membranen sein kann, die einen Einschluß umgeben.
Abb. 12. Stabförmiger Einschluß (St) in dichter Plasmaumgebung.



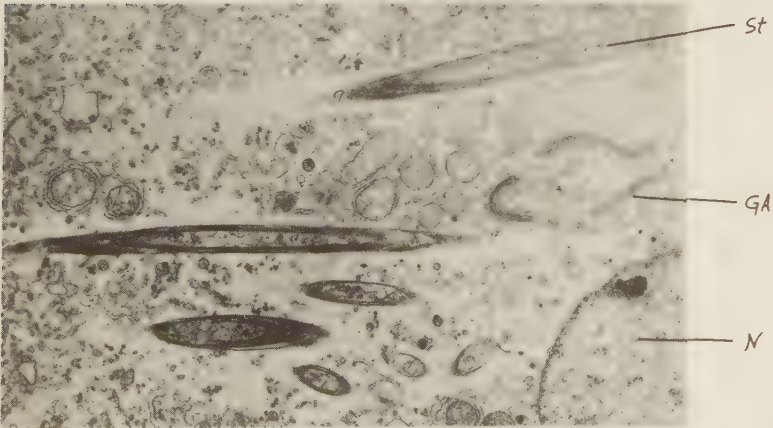
12b.

22,750x



12c.

13,300x



12d.

11,500x

Abb. 12 . Stabförmige Einschlüsse (St) in verschiedenen Anschnitten getroffen. Beachte die Übereinstimmung zwischen Einschlussinhalt und -umgebung.

Weiterhin fallen auf: Dictyosomen (GA), Mitochondrien (Mi) umgeben von Zysternen des endoplasmatischen Retikulums (ER), und Kern mit Nucleolus (N).

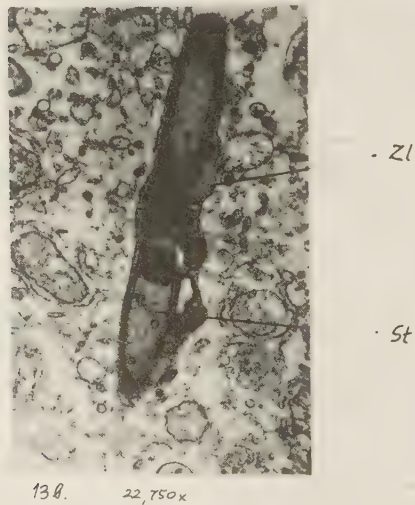
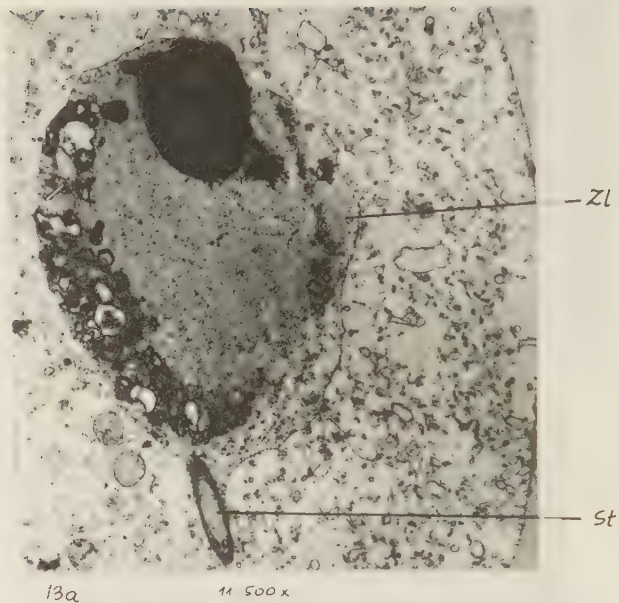
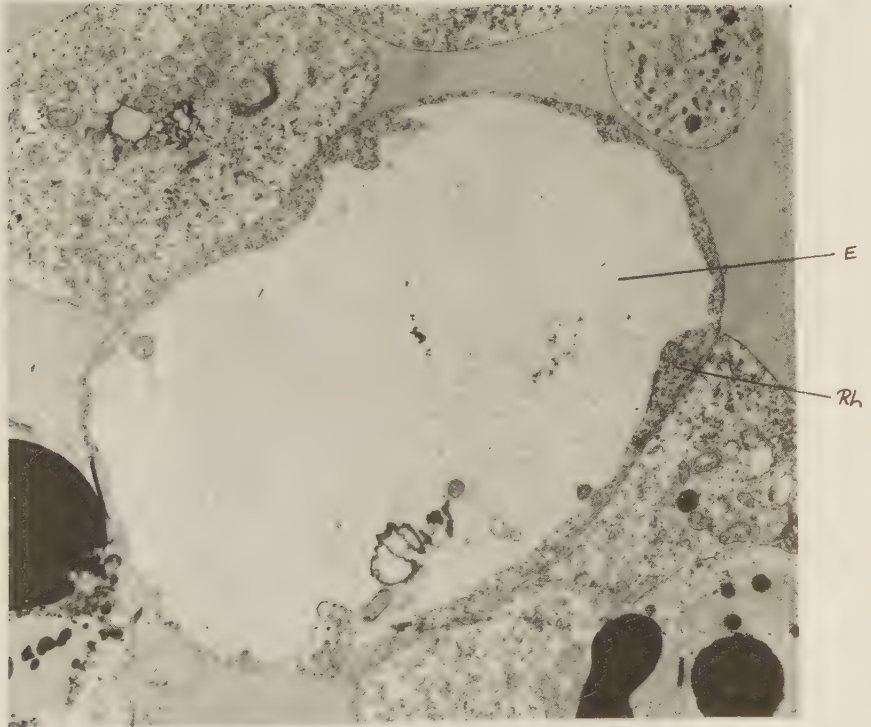
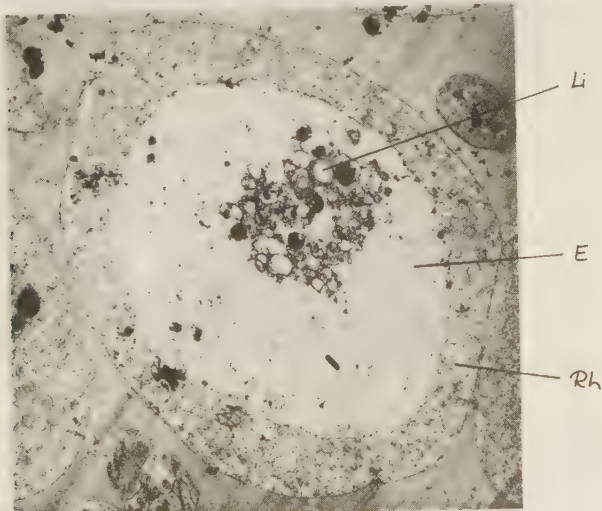


Abb. 13. Die stabförmigen Einschlüsse (St) können möglicherweise auch in Zytolysomen (Zl) auftreten, wo sie dann ebenfalls das Substrat ihrer unmittelbaren Umgebung einschließen.



13d.

7000x



13c

3,500x

Abb. 13. Einschlüsse mit sehr locker verteiltem heterogenem Inhalt können fast die gesamte Zelle (Rh) ausfüllen.

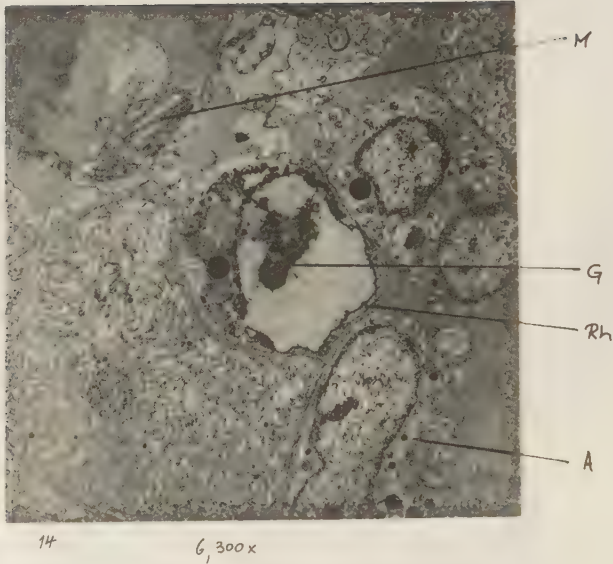


Abb. 14. Bei dem auffälligen
Inhalt der einen Rhogocyte (Rh)
handelt es sich möglicherweise
um Glycogen (G). Blutzellen (A),
Muskelzellen (M).

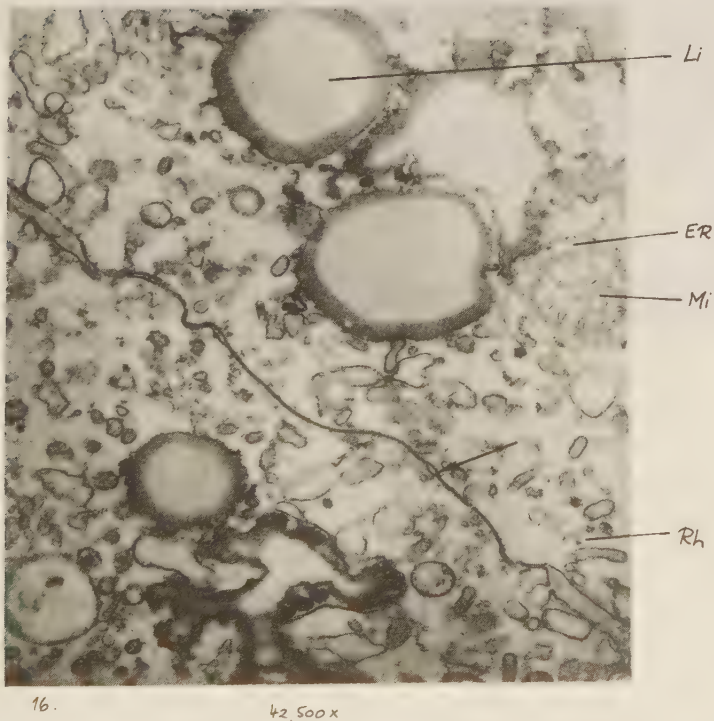
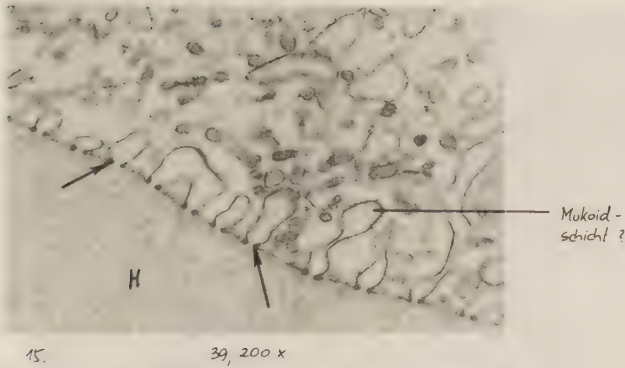
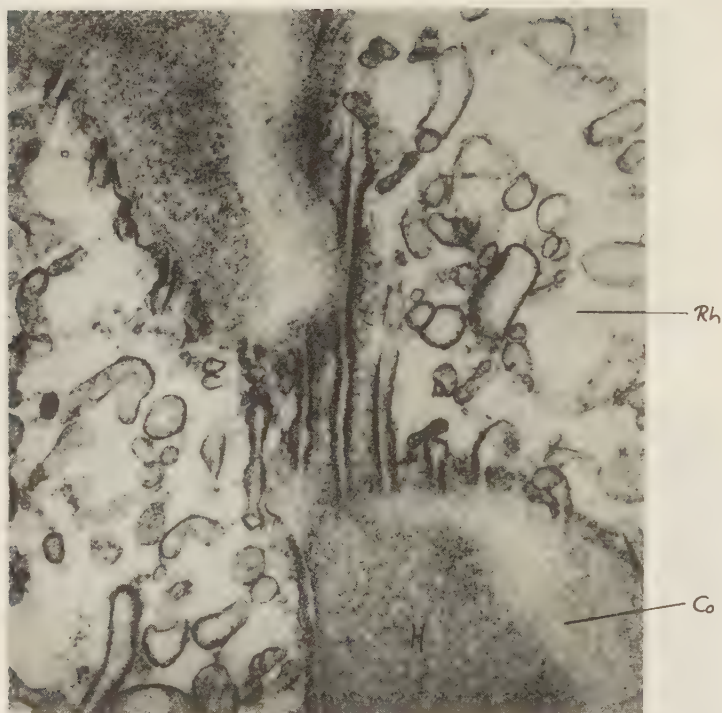


Abb. 15. Querschnitt der Rhogozytenzellmembran: in den Kehlen zwischen Spalten, (Sp) und deren sackartigen Membraneinfaltungen sitzt elektronendichtes Material (→); Hämocyanin (H).

Abb. 16. Oftmals legen sich die Rhogozyten (Rh) aneinander unter Rückbildung der dort befindlichen Membrandifferenzierungen (→). Lipidtropfen (Li); Mitochondrien (Mi) eingepackt in Cysternen des endoplasmatischen Retikulums (ER).



17.

67, 200 x

Abb. 17. Die Rhogozyten (Rh) sind von einer Oberflächenschicht umgeben, bei der es sich möglicherweise um eine Basalmembran (BM) handelt, da collagenartige Strukturen (Co) gut sichtbar sind, Blutsinus (H).

II. DER KIEMENHERZANHANG

Die den Kiemenherzen nicht nur nächstliegenden, sondern auch histologisch mit diesen am meisten übereinstimmenden Organabschnitte sind die Kiemenherzanhänge. 1884 wird von GROBBEN die exkretorische Natur dieser rätselhaften Anhänge erkannt, die er als "Pericardialdrüsen" anspricht, und deren Oberfläche und Innenraum er völlig verschiedenartige Epithelien zuschreibt (Abb. 18.). CUÉNOT (1892) bezeichnet die das Drüseninnere auskleidende, körnchenbeladenen Zellen sogar als Bindegewebszellen.

Seit kurzem liegen drei elektronenmikroskopische Arbeiten über die Kiemenherzanhänge von Sepia (decapode Mollusken) vor: KÜMMEL (1967) zeigt einige Schnitte der Epithelzellen der Pericardialhöhle ("Podozyten", HALL, 1953), die jedoch von schlecht fixiertem Material stammen. Die Untersuchungen von SCHIPP und SCHÄFER (1971) und von SCHIPP et al. (1971) befassen sich hauptsächlich mit zwei Zelltypen der oben erwähnten Organe, nämlich den "transparenten Drüsenzellen", die ebenfalls den Podozyten entsprechen, und den "zentralen Drüsenepithelzellen", welche nach meinen Untersuchungen den Zellen der Venenanhänge gleichgesetzt werden müssen.

Die hier vorliegenden Befunde der Kiemenherzanhänge von Octopus können daher als eine Erweiterung und möglicherweise Richtigstellung der bisherigen elektronenmikroskopischen Kenntnisse angesehen werden.

Unter den Elementen, welche die Pericardialdrüsen aufbauen, spielt die Basalmembran eine sehr entscheidende Rolle. Sie teilt die sieben bis acht beteiligten Zelltypen gleichmässig in zwei Gruppen, deren eine in das Cölom reicht, und deren andere sich im Blutsinus selbst befindet.

Diese Blutlakunen nehmen im Organ eine beherrschende Stellung ein (CUÉNOT, 1899; GRIMPE, 1913). Sie sind zur Peripherie hin gelappt (Abb. 19.); die Lappen können prall mit Blut gefüllt sein, und dann bis zu ihrer Einbuchtung bis zur Kuppel um $\sim 4-10\mu$ betragen; andere wiederum erscheinen eingefallen (siehe hierzu auch die Abbildungen der Bluträume in der Antennendrüse eines Krebses von SCHMIDT-NIELSEN et al., 1968).

Die den Blutsinus umgebende Basalmembran besitzt eine Stärke von $\sim 750\text{\AA}$. Ihre 500A dicke mittlere Lage (die elektronendichte Lamina densa) weist Collagenfibrillen auf (Abb. 20a, b.), die in ihrer Grössenanordnung den von GRAY (1968) beschriebenen "Collagen-äquivalenten" gleichen.

Der Blutsinus der Pericardialdrüse enthält eine Reihe von Zelltypen, welche auch in der Lakune des Kiemenherzens angetroffen werden, nämlich Endothelzellen, Muskelzellen, Nervenzellen und Amöbozyten (Abb. 18a.).

Die Mehrzahl der Basalmembran in lückenhafter Anordnung anliegenden Zellen stimmt wohl mit den von BARBER und GRAZIADEI (1965) beschriebenen Endothelzellen im grossen und ganzen überein (Abb. 21.). Sie können weit in die Blutlakune hineinragen und zeichnen sich aus durch eine erstaunliche Organellenarmut; das Zytoplasma ist elektrotenlicht und kaum strukturiert; manchmal ist mit Ribosomen besetztes endoplasmatisches Retikulum sichtbar, oder auch freie Ribosomen und möglicherweise Mitochondrien. Im Unterschied zur Kiemenherzlakune stehen hier die Endothelzellen mit der Basalmembran in direkter Verbindung.

Andere Zellen besitzen in ihrem Zytoplasma Stränge von Filamenten, die in zwei Typen vorliegen: dickere von $\sim 150\text{\AA}$ Durchmesser und

dünne von $\sim 50\text{\AA}$ (ZEBE, 1966/67). Diese Filamente werden als Myofilamente interpretiert, und die Zellen dabei als Muskelzellen (Abb. 21.). Sie sind von langgestreckter Gestalt und können gut bis zu $\sim 30\mu$ verfolgt werden. Ihr Durchmesser schwankt zwischen $\sim 5\mu$ im Kernbereich und $\sim 0,5\mu$. Entlang der Zellachse findet man Aussackungen, die gewöhnlich mit Mitochondrien dicht besetzt sind. Diese Mitochondrien besitzen einen Durchmesser von $\sim 1\mu$ und dessen drei- bis vierfache Länge. Während die Muskelzellen des Kiemenherzens eine gewisse Kontur zeigen, erscheinen die Muskelprofile der Pericardialdrüse oft erstaunlich weich und zerfließend; auch werden in Zytoplasma und Mitochondrien mitunter so elektronenlichte Bereiche angetroffen, dass man sie als Fixierungsartefakte deuten möchte. Muskelzellen, wie auch Endothelzellen, können sowohl in Gruppen, als auch isoliert auftreten. Muskelzellen kommen meistens in enger Verbindung mit Nervenzellen vor (Abb. 22a.). Es ist daher anzunehmen, dass sie auch als Hülle oder Führungsschiene für Nerven dienen können (THAEMERT, 1963; GRAZIADEI, 1966). Nach GRAZIADEI können glatte Muskelzellen bei Cephalopoden streckenweise die Aufgabe der SCHWANNschen Zelle bei Axonen übernehmen. In der Pericardialdrüse können nun eine oder mehrere Muskelzellen einem Nervenstrang anliegen. Damit sind die Nervenfasern 1) entweder völlig gegen den Blutsinus hin abgeschirmt, oder ragen 2) teilweise, bis 3) völlig frei in das Blut hinein. Letzteres stimmt überein mit vereinzelt Befunden von BARBER und GRAZIADEI (1967a), denen zufolge Neuronen auch direkt in der Blutflüssigkeit "baden" können. In den Nervenfasern findet man regelmässig Neurotubuli, ausserdem zuweilen offensichtlich neurosekretorische Granula und kleine Bläschen, die synaptischen Bläschen gleichen.

Nur ein Blutzelltyp ist zu finden (Abb. 23a, b.), den schon CUÉNOT (aus KNOLL, 1893) mit den Leukozyten vergleicht, und daher mit dem Namen "Amöbozyte" belegt (siehe auch FLEMMING, 1878). STANG-VOSS (1970) ordnet die Amöbozyten für die Schnecke Lymnaea stagnalis in zwei Funktionstypen ein, und RUDELL (1969) kann in der Auster Crassostrea gigas sogar drei Abwandlungen unterscheiden. Für Octopus ist bisher eine ähnliche Unterteilung nicht vorgenommen worden. Der Zelldurchmesser bewegt sich hier allgemein zwischen $\sim 5-15\mu$. Zell- und Kerngestalt sind gleichermaßen polymorph. Das Zytoplasma wird von Vesikeln und Vakuolen beherrscht, die bis zu $\sim 2,3\mu$ erreichen können. Es gibt Zellen, die deutlich zwei unterschiedlich elektronendichte Granatypen zeigen, wie sie auch in den Amöbozyten des Kiemenherzens angetroffen werden: 1) mit stark osmiophilen Granula zwischen $\sim 0,1-1,0\mu$, und 3) elektronenleichten Granula der Grösse $\sim 0,1-0,77\mu$. Es werden aber auch andere Zellen gefunden, bei denen die Grana aus der Form gegangen zu sein scheinen, und feinkörnige Unterteilungen zeigen (Abb. 23b.). Weiterhin werden im Zytoplasma Lysosomen (DAVID, 1970) regelmässig angetroffen; Mitochondrien lassen sich selten finden, ungleich der Beschreibung von BARBER und GRAZIADEI (1965); endoplasmatisches Retikulum und freie Ribosomen werden in Kernnähe gefunden, scheinen im allgemeinen aber auf bestimmte Zellregionen beschränkt zu sein. Wie von STANG-VOSS (1970) an Lymnaea beobachtet, so können auch beim Octopus Amöbozyten dicht aneinandergelagert sein (Abb. 23a.).

Den Inhalt der Blut-Lakunen bildet das Blutprotein Hämocyanin (FREDERICQ, 1878), das in der Arbeit von BARBER und GRAZIADEI (1965) im Zusammenhang mit dem Blutgefässsystem von Octopus

ausführlich behandelt wird, und nicht an Zellen gebunden ist (Abb. 18a; 32b.). Seine Moleküle können isoliert, oder in verschiedener Weise geordnet vorliegen; seine Gestalt wird von Van BRUGGEN et al. (1962) und seine Wirkungsweise von REDFIELD (1934) beschrieben.

An zahlreichen Stellen sind im Blutsinus "Räume" anzutreffen, die wie Riesenvakuolen anmuten (Abb. 24a.), und deren Durchmesser um $\sim 19-88\mu$ gemessen worden sind. Eine Membran, welche die Züge einer Einheitsmembran trägt, ist deutlich erkennbar (Abb. 24b.). In den Randregionen dieser Räume kann Hämocyanin gefunden werden (Abb. 26a.), zuweilen auch eine Amöbozyte oder Undulipodie, schliesslich auch Strukturen, die den von HARLESS (1847) im Nierensack beschriebenen Harnkristallen ähneln; umgekehrt reichen von den Randregionen aus Vesikel in den Blutsinus, die wie Pinozytosebläschen aussehen (Abb. 26b.). Eine sichere Erklärung dieser eigentümlichen, inmitten der Blutlakunen gelegenen Räume steht noch aus.

Zum Cölon hin sitzen der die Blutlakune abschliessenden Basalmembran zwei Zelltypen direkt auf: es sind dies 1) die Lückenzellen an der Oberfläche und 2) die Podozyten im Innenraum des Organs (Abb. 19; 27.). Der Name Podocyten hat sich seit HALL (1953) für bestimmte Zellen im Tierreich eingebürgert, die im Zusammenhang mit Filtrationsorten auftreten. Diese Zellen sind unter anderem folgendermassen bezeichnet worden: z.B. bei Säugern mit Deckzellen (v. MÖLLENDORFF, 1927, 1930; ZIMMERMANN, 1933), Schlingenzellen (BARGMANN, 1933), Glomeruthel (RANDERATH aus BARGMANN, 1933), Pericyte (v. MÖLLENDORFF, 1927, 1930; BARGMANN, 1933), Epicyte (CLARA, 1936), visceral epithelial cell

(BLOOM und FAWCETT, 1968), oder bei den Cephalopoden mit Epithelzellen (GROBBEN, 1884), Bindegewebszellen (CUÉNOT, 1892), und transparente Drüsenzellen (SCHIPP und SCHÄFER, 1971). Diese Zellen sind von sehr unterschiedlicher Gestalt. Besonders die Zellhöhe variiert stark (zwischen $\sim 2\mu$ und $\sim 30\mu$ hoch, und um $\sim 5-10\mu$ breit). Das Zytoplasma ist reich an Vesikeln und Vakuolen, die wie Gänge anmuten, und besitzt zerstreut liegendes endoplasmatisches Retikulum und zahlreiche Dictyosomen (Abb. 30.), die sich um einen unregelmässig geformten Kern gruppieren. Apikal liegen Einschlussvakuolen, die eine beträchtliche Grösse (bis zu $\sim 9\mu$) erlangen können (Abb. 31a.). Von LEE et al. (1966) liegen Aufnahmen der "juxtaglomerular granular cells" vor, deren sekretorische Granula den Einschlüssen der Podozyten sehr ähnlich sehen. Bei einigen dieser Vakuolen hat man deutlich den Eindruck, als enthielten sie Hämocyanin (Abb. 32a.); ebenso finden sich auch Glycogen und stark lamellierte Einschlüsse, die denen von BROOKS (1970) gezeigten gleichen. Die Podocyten selbst berühren die Basalmembran vielfach lediglich mit ihren Plasmafortsätzen (Abb. 30; 33.), während der eigentliche Zelleib stark abgehoben sein kann, oft bis zu zwei oder mehreren Mikron. Die Fortsätze bilden seitliche Verzweigungen, "Pedicellen" (HALL, 1953), die mit den Ausläufern der Nachbarfortsätze innig verzahnt sein können (Abb. 34a-c.). Zuweilen scheinen die Pedicellen an beiden Enden in den eigentlichen Zellkörper überzugehen (Abb. 34b.), was an die Spaltenstruktur der Rhogozytenoberfläche erinnert. (siehe Abschnitt I).

Zwischen den aneinandergrenzenden Pedicellen bleibt ein Spalt frei, der Filtrationsschlitz (Abb. 35.), der hier um $\sim 240-400\text{\AA}$ betragen kann. KÜMMEL (1967) hält es für möglich, dass diese Schlitz bei Sepia durch ein Diaphragma geschlossen werden; auch SCHIPP et al.

(1971) beschreiben solch ein Diaphragma; ich bin mir nicht sicher, ob die bei *Octopus* zwischen den Pedicellen sichtbaren Strukturen als Diaphragmen ausgelegt werden können. Jedoch könnten die feinen, die Pedicellen verbindenden Fibrillen auf ein Diaphragma hindeuten (Abb. 35d.). Auf einem einzigen Bild ist es gelungen, die gleiche strenge Gliederung in eine Doppelreihe von runden Elementen sichtbar zu machen (Abb. 34c.), wie sie in den Spalten der Rhogozyten vorkommt (siehe hierzu auch SCHMEKEL, 1972, Fig. 5).

Wie zwischen Podocyten und deren Ausläufern, so bestehen auch zwischen den Podocyten untereinander Interzellularen. Diese Interzellularen können sehr weiträumig sein (bis zu $\sim 20\mu$), oder aufgelockert sein ($\sim 7\mu$ lang und $\sim 4\mu$ breit), sie können wie ein Netz enger Gänge anmuten ($\sim 10\mu$ lang und $\sim 0,5\mu$ breit). Es kommen aber auch langgestreckte Kontaktzonen (bis zu $\sim 30\mu$ Länge) vor und mitunter stark gewundene Zellgrenzen, die hauptsächlich apikal beobachtet werden können (Abb. 36.). Diese Kontaktstrukturen lassen sich jedoch nicht mit denen von FARQUHAR und PALADE (1963) beschriebenen gleichsetzen.

Der andere der Basalmembran direkt aufliegende und dem Epithelgewebe angehörende Zelltyp besitzt keine Fortsätze (Abb. 37a, b.). Zellen dieses Typs bedecken die Basalmembran mit dem gesamten Zelleib. Sie zeichnen sich durch einige Eigentümlichkeiten aus:

- 1) durch ihre Lage in unmittelbarer Nachbarschaft der Basalmembran,
- 2) durch ihre enge Verknüpfung mit dem Epithelgewebe,
- 3) durch den Besitz von osmiophilen Granula, und 4) am auffälligsten durch ihre Fähigkeit, Interzellularen zu bilden. Sie werden daher als "Lückenzellen", lakunen-bildende Zellen (siehe Abschnitt 1) bezeichnet. In der Pericardialdrüse bilden diese Lückenzellen einen

lakunenreichen Zellverband. Die einzelnen Zellen nehmen äusserst bizarre Formen (teilweise mit der Breite von nur $\sim 0,04\mu$ und $\sim 5-6\mu$ Länge, zwischen denen Interzellularen von mindestens $\sim 2-3\mu$ im Durchmesser liegen); jedoch kann dieses so weit zerklüftete "Maschenwerk" auch sehr dicht zwischen die Lappen der Blutlakune eingezwängt sein. Die Zellen sind relativ organellenarm, besitzen zerstreut gelegenes endoplasmatisches Retikulum und vereinzelte Mitochondrien; ihre meist ovalen Kerne sind bis zu $\sim 10\mu$ lang und können Nucleoli besitzen. Das Zytoplasma ist mit Granula reich versehen, die durchschnittlich $\sim 0,05\mu$ nicht überschreiten, gelegentlich allerdings bis zu $\sim 0,3\mu$ betragen können oder membranhaltige Einschlüsse derselben Grösse zeigen. Dieses von den Lückenzenellen gebildete "Maschenwerk" liegt der Basalmembran in einer Stärke von $\sim 20\mu$ auf; mit zunehmender Entfernung von der Basalmembran (weitere $\sim 4\mu$) nimmt der Umfang der Interzellularen ab; darauf sitzen weitere $\sim 16\mu$ dicht gesetzten Zellgewebes, das einen von den Lückenzenellen völlig verschiedenen Charakter zeigt, und mit einem Mikrovillisaum abschliesst. Die einzelnen etwas über $\sim 1\mu$ langen Villi sind von Filamenten durchzogen, die auf ein deutlich sichtbares filamentöses Abschlussnetz ("terminal web") zuführen. Die äussere Schicht der Mikrovillimembran zeigt Filamentauswüchse ("surface coat", ITO, 1965; FAWCETT, 1965). An den einzelnen Villi können waschbrettartige Einbuchtungen auftreten; diese könnten sowohl auf Pinocytose-tätigkeit hindeuten, als auch leichte Fixierungsartefakte darstellen. Das Zytoplasma dieses apikalen Zellverbandes besitzt zahlreiche Vakuolen oder Einschlüsse unterschiedlicher Elektronendichte zwischen $\sim 0,1\mu$ und $\sim 0,2\mu$ Durchmesser; auch zeigen sie Multivesikularkörper (DAVID, 1970) und sind mit Mitochondrien gut besetzt.

Die Kerne sind länglich oval bis polymorph, haben eine ungleichmässige Chromatinverteilung und einen Nucleolus; sie sind bis $\sim 10\mu$ lang. Im einzelnen fallen die unregelmässigen Zellformen und die stark gewundenen Zellgrenzen auf, welche apikal mit den von FARQUHAR und PALADE (1963) beschriebenen Schlussleisten abschliessen.

Zusammenfassend sind also die Blutlakunen der Pericardialdrüsen mit zwei Epithelien besetzt: 1) im Innenraum des Organs sitzt ein sogenanntes inneres Epithel, bestehend aus Einzelzellen mit Ausläufern, den Podocyten, und 2) an der Oberfläche des Organs sitzt ein äusseres Epithel, welches genau genommen ein Gewebe darstellt, das in zwei Teile zerfällt: nämlich in das der Basalmembran aufliegende, sehr locker gefügte Lückengewebe, und weiterhin in einen darüber gelegenen geschlossenen Zellverband. Offenbar bestehen jedoch Verbindungen zwischen diesen beiden übereinandergeschichteten Teilen des Epithelgewebes; denn der geschlossene Zellverband wird von Kanälchen durchzogen, die von den granulierten Zellen des Lückengewebes ausgekleidet sind (Abb. 38.) und die bis knapp unter den Mikrovillisaum verfolgbar sind; (Strukturen, die diesen Kanälchen entsprechen (Abb. 18.), sind sogar lichtmikroskopisch eindeutig wahrnehmbar). Weiterhin scheinen auch offene Verbindungen an den Nahtstellen zwischen dem Oberflächen- und dem Innenraumepithel des Organs zu bestehen, wie das aus verschiedenen Aufnahmen hervorgeht (Abb. 39.). Aus einer Aufnahme gewinnt man den Eindruck, als ob zwischen den Epithelzellen auch Schleimzellen eingelagert sind (Abb. 40.).

Diskussion

Dass dem Kiemenherzanhang von mollusken Decapoden und Octopoden die Aufgabe eines Exkretionsorganes zukommen müsse, ist zum ersten Male von GROBBEN (1884) ausgesprochen worden. Die Untersuchungen von PICKEN (1937) haben ergeben, dass die Harnbildung bei Lamellibranchiaten und Gastropoden durch Filtration erfolgt. Später haben dann HARRISON und MARTIN (aus MARTIN, 1957) solch einen Filtrationsprozess auch bei Cephalopoden gefunden, und haben zunächst angenommen, dass er sich an den Venenanhängen abspielen müsse. In den folgenden Arbeiten (POTTS, 1963; POTTS und MARTIN, 1963) wird die Filtrationstätigkeit dann den Pericardialdrüsen zugeschrieben. Weitere physiologische Untersuchungen von HARRISON und MARTIN (1965), POTTS (1965, 1968) und MARTIN und HARRISON (1966) erbringen schliesslich den eindeutigen Beweis, dass der Kiemenherzanhang der Ort der Bildung des Primärharns sei und dass dieser Primärharn durch Ultrafiltration entsteht. Damit ist die Frage gestellt, ob und wo derartige Filtrationsstrukturen angetroffen werden (KÜMMEL, 1965, 1967).

CUÉNOT (1892) hat die Ansicht vertreten, dass sowohl dem "inneren", als auch dem "äusseren" Epithel der Drüse exkretorische Fähigkeit zukomme. Untersuchen wir diese Annahme zunächst einmal für das "äussere Epithel". Hier bildet der mit allen Epithelien der Exkretionsorgane assoziierte Typ der Lückenzelle sozusagen ein Polster zwischen Basalmembran und dem eigentlichen Epithel, das ein Gewebe darstellt. Die mechanische Bedeutung einer solchen Anordnung ist offenkundig: dieser Verband aus einzelnen äusserst schlanken Zellen kann zu einem weitlumigen Maschenwerk auseinandergezogen werden, um eine prallgefüllte Blutlaku-
ne zu

überspannen, und ist im umgekehrten Falle auf sehr geringen Raum zusammenpressbar. Worin liegt nun aber die physiologische Bedeutung dieser Zellen? SCHIPP et al. (1971) berichten, dass die "osmiophilen Zellen" bei Sepia (welche den Lückenzellen entsprechen) u.a. Ferritin aus der Lakunenflüssigkeit in ihr Grundplasma aufnehmen. Eine solche Ferritinaufnahme ist von FARQUHAR et al. (1960) an Podocyten beobachtet worden, und ausserdem von FARQUHAR und PALADE (1962) an "deep cells" (=Intrakapillarrhöckerchen: ZIMMERMANN, 1933) beschrieben worden, welche im Glomerulus in enger Verbindung mit den Endothelzellen auftreten und eine "Hilfsfunktion" im Filtrationsprozess ausüben. Ebenso wäre bei den Lückenzellen eine "Hilfsstellung" im exkretorischen Ablauf denkbar, wenn sie sich auch topographisch von den "deep cells" unterscheiden.

Im Zusammenhang mit dem "äusseren" Epithel muss noch auf die von SCHIPP und SCHÄFER (1971) und SCHIPP et al. (1971) beschriebenen "zentralen Drüsenepithelzellen" eingegangen werden. Sie besitzen einen apikalen Mikrovillisaum, einen basalen Faltenapparat und sind mit osmiophilen Zellen innig verzahnt, d.h. sie gleichen weniger dem Epithelgewebe der Kiemenherzanhänge, als vielmehr den Zellen der Venenanhänge. Eine Erklärung für eine solche Abweichung zwischen mollusken Decapoden und Octopoden steht einstweilen noch aus.

Nachdem das Epithelgewebe der Pericardialdrüse auf seine mögliche exkretorische Funktion untersucht worden ist, wird diese Betrachtung auf die Zellen im Inneren des Organs ausgedehnt. Von den drei aus Exkretionsorganen beschriebenen Zelltypen mit Filtrationsstrukturen: Cyrtocyten, Podocyten und Cyrtopodocyten

(KÜMMEL, 1965, 1967) wird hier der Podocytentyp angetroffen. Podocyten sind bisher elektronenmikroskopisch untersucht worden: bei Anneliden am Periösophagialplexus eines Polychaeten (KOECHLIN, 1966), bei Arthropoden an Antennen- und Maxillardrüsen von Krebsen (KÜMMEL, 1964, 1965, 1967; SCHMIDT-NIELSEN et al., 1968; TYSON, 1968), an Coxaldrüsen von Cheliceraten (GROEPLER, 1969; RASMONT, 1960; HECKER et al., 1969), an der Labialdrüse (z.B. ALTNER, 1968; GABE, 1967; HAUPT, 1969b; FAIN-MAUREL und CASSIER, 1971; FRANÇOIS, 1972) und an den Maxillarnephridien (z.B. HAUPT, 1969a; EL-HIFNAWI und SEIFERT, 1971) von Tracheaten. Am eingehendsten sind wohl die Podocyten am Glomerulus der Wirbeltiere bearbeitet worden (ZIMMERMANN, 1933; HALL, 1953; YAMADA, 1955; PEASE, 1955; RHODIN, 1962; um einige zu nennen). Darüber hinaus sind Podocyten neuerdings auch in abgewandelter Form, nämlich mit Cilien, beschrieben worden: bei Haien (BARGMANN und v. HEHN, 1971) und bei Enteropneusten (WILKE, 1972).

Auffallend ist die Vielgestaltigkeit der Octopuspodocyten. Man findet Zellen von $\sim 20\text{-}30\mu$ Länge und $\sim 5\text{-}10\mu$ Breite und im Gegensatz dazu Zellen, die im Kernbereich knappe $\sim 2\mu$ Höhe besitzen. Sicherlich spielt bei solchen Dimensionsunterschieden auch eine gewisse Verformbarkeit der Podocyten eine Rolle, was in Anpassung an veränderliche Blutsinusverhältnisse verständlich wäre.

Die Schlitzweite zwischen den einzelnen Pedicellen der Podocyten ist bei Säugern mit $250\text{\AA}$ angegeben ($200\text{-}300\text{\AA}$ von YAMADA, 1955), was dem Mittelwert bei Octopus dofleini mit $320\text{\AA}$ ($240\text{-}400\text{\AA}$, meine Messungen) ziemlich nahe kommt.

Bei allen bisher genauer untersuchten Podocyten (KÜMMEL, 1967) hat man feine Membranen (Diaphragmen) beschrieben, $60\text{\AA}$ oder darunter liegend (BLOOM und FAWCETT, 1968; $\sim 30\text{\AA}$ bei YAMADA,

1955), welche die Filtrationsschlitze überbrücken. Es ist nicht sicher, ob das auch im vorliegenden Fall zutrifft. Bei hoher Vergrößerung eines Querschnittes lässt sich ab und zu eine Verbindungsstruktur aufzeigen; mitunter scheint eine derartige "verbindende Membran" in den aneinandergrenzenden Pedicellen deutlich verankert zu sein (vergleiche auch SMITH, 1968, p 179), jedoch kommt das in den Stereopaaren nicht zum Ausdruck.

Die weite Verbreitung der Podocyten im Tierreich, in nicht näher miteinander verwandten Tiergruppen, legt die Annahme nahe, dass sich die Podocyten in den verschiedenen Stämmen konvergent gebildet haben. Für die Cephalopoden könnte man sich zum Beispiel eine Entstehung aus speziellen Bindegewebszellen denken. CUÉNOT (1892) spricht von "Bindegewebszellen im Inneren der Pericardialdrüse", und weist in der damals üblichen Weise nach, dass sowohl diese Zellen (Podocyten), als auch ein spezieller Bindegewebszelltyp im Inneren des Kiemenherzens (Rhogocyten) in der Lage sind, Ammoniakkarmin aufzunehmen. Über diesen "speziellen Bindegewebszelltyp" liegen seit einigen Jahren elektronenmikroskopische Arbeiten vor (für Gastropoden: von PLUMMER, 1966; NISBET und PLUMMER, 1968; BALEYDIER et al., 1969; ROGERS, 1969; WONDRAK, 1969; BUCHHOLZ, et al., 1971; SCHMEKEL, 1972; WOLBURG-BUCHHOLZ, 1972; für Lamellibranchiaten: RIFKIN et al., 1969; RUDELL, 1969; RUDELL und WELLINGS, 1971; für Cephalopoden: von SCHIPP und SCHÄFER, 1969), in welchen ein Merkmal immer wieder besonders hervorgehoben wird, das offenbar allen gemeinsam ist, nämlich eine von Spalten durchbrochene Zelloberfläche. Für diesen Zelltyp wird daher von mir die Bezeichnung "Rhogozyte",

die spaltentragende Zelle, für den gesamten Molluskenstamm vorgeschlagen. Weiterhin sind bei den Arthropoden die gut untersuchten "Pericardialzellen" der Insekten (HOLLANDE, 1921; BOWERS, 1965; SMITH, 1968) und ebenfalls die "Podocyten der Kiemen" von Crustaceen (STRANGWAYS-DIXON und SMITH, 1970) als zum Rhozytentyp gehörig anzusprechen.

Die bisherigen elektronenmikroskopischen Daten sind noch zu lückenhaft, um einen grossangelegten Vergleich zwischen Podocyten und Rhogozyten zuzulassen. Jedoch sind zwei Beobachtungen erwähnenswert: sie betreffen 1) die Schlitzweite und 2) die Schlitzmusterung. Die Schlitzweite zwischen den Pedicellen von Cephalopodenpodozyten wird bei Octopus dofleini auf $\sim 320\text{\AA}$ geschätzt. Die Spaltenbreite der Rhogozyten bei Octopus joubini wird mit $\sim 250\text{-}325\text{\AA}$ angegeben, und in Lamellibranchiaten-rhogozyten bei Crassostrea um $\sim 260\text{-}300\text{\AA}$ (RUDELLE und WELLINGS, 1971) gemessen und schliesslich von RIFKIN et al. (1969) mit $410\text{-}420\text{\AA}$ beschrieben. Aus derartigen vereinzeltten Werten mag man den Schluss ziehen, dass die Schlitzweite zwischen den Pedicellen mit der Spaltenbreite der Podocyten möglicherweise identisch ist. Dieser Eindruck wird weiterhin verstärkt durch eine ganz bestimmte Schlitzmusterung, die an drei Stellen beobachtet werden kann (an Podozyten von Cephalopoden in Octopus dofleini und an Rhogozyten von Cephalopoden in Octopus joubini und von Gastropoden in Aeolidiern (Fig. 5) durch SCHMEKEL, 1972) und auf eine strenge Untergliederung in eine Doppelreihe von runden Strukturen hindeutet. Diese Aufnahmen müssen einstweilen noch als Zufallstreffer angesehen werden, da ein derartiges Erscheinungsbild offenbar nur auf ganz bestimmte Schlitzzonen beschränkt ist.

Für den Augenblick kann lediglich festgestellt werden, dass die Schlitzte von Mollusken-podocyten und -rhogocyten möglicherweise auch insofern identisch sind, dass sie tatsächlich ein Diaphragma besitzen, welches entweder eine komplizierte räumliche Architektur aufweisen könnte, wozu dann auch die rundlichen Elemente gehören würden; oder aber dieses Diaphragma könnte als Schutzvorrichtung gegen ein Eindringen z.B. solch rundlicher Elemente dienen, die man sich dann als Moleküle aus der Hämolymphe erklären müsste.

Über Filtrationsstrukturen bei den übrigen Molluskengruppen liegen offenbar noch keine ausführlichen elektronenmikroskopischen Untersuchungen vor. In einer mir bekannten kurzen Arbeit über prosobranche Gastropoden von ANDREWS und LITTLE (1971) wird die Herzkammer (Ventrikel) als Filtrationsort, und Podozyten als filtrierende Zelltypen beschrieben. In der Untersuchung von BOUILLON (1960) sowie BONGA und BOER (1969) an terrestrischen pulmonaten werden keine Podocyten gefunden.

Durch die Studien von HARRISON und MARTIN (1965), POTTS (1965, 1968), und MARTIN und HARRISON (1966) gilt es als bewiesen, dass die Harnbildung beim Octopus durch Filtration erfolgt; d.h. die Ionenzusammensetzung des Blutplasmas stimmt mit der des Primärharns überein. Handelt es sich dabei um eine Druckfiltration, so muss der hydrostatische Druck des Blutes den kolloidosmotischen Druck des Blutes am Filtrationsort übersteigen (POTTS und PARRY, 1968). Der dazu notwendige hydrostatische Druckgradient wird in diesem Falle wohl durch eine Kombination (KÜMMEL, 1965) von Überdruck (des Blutsinus in der Pericardialdrüse durch Pulsierung von Hohlvene, Venenanhängen, Kiemenherz und Kiemenherzanhang selbst, GROBBEN, 1884) und Unterdruck (durch Undulipodienschlag im Pericard) erzeugt.

POTTS (1967) stellt verschiedene kolloidosmotische Drucke vergleichend nebeneinander: den des Blutes von nur 4,3-5,0 cm Wassersäule (SMITH, 1962) und den kolloidosmotischen Druck von 3-11 cm Wassersäule im Kiemenherzen eines ruhenden Octopus dofleini (POTTS und TODD, 1965); im aktiven Teil müsste der kolloidosmotische Druck dann das Mehrfache dieses Wertes betragen (JOHANNSEN und MARTIN, 1962). Die Filtrationsrate wird mit $0,034 \text{ mm}^3/\text{g}/\text{min}$ angegeben (POTTS, 1967; vergleiche SCHIPP et al., 1971). Da der kolloidosmotische Druck einer Ultrafiltration entgegenwirkt (HERTER und URICH, 1966), muss die Filtrationsrate der Differenz von hydrostatischem und kolloidosmotischem Druck entsprechen (POTTS, 1967).

Als das wichtigste Filter im Prozess der Primärharnbildung gilt die Basalmembran (KÜMMEL, 1964, 1965, 1967; SCHMIDT-NIELSEN et al., 1968; YAMADA, 1955; BRUCHHAUSEN und MERKER, 1967), der die Podocyten als "Deckzellen" aufsitzen (von MÖLLENDORFF, 1927, 1930; ZIMMERMANN, 1933). Die Basalmembran von Octopus wird als $\sim 750 \text{ \AA}$ stark angegeben, was den Befunden für Säuger mit $\sim 800 \text{ \AA}$ (YAMADA, 1955; KENYON, 1969) entspricht. Auch hier ist eine Dreischichtung vorhanden, mit den von YAMADA (1955) und von BRUCHHAUSEN und MERKER (1967) für Säuger beschriebenen fein-fibrillären Elementen darin. Ebenso weist die Basalmembran Collagenfibrillen auf.

BEAR (1942) hat mit Hilfe von RÖNTGEN-beugung die Collagenperiode für verschiedene Wirbeltiere und Gewebe erstmals einheitlich mit rund $645 \text{ \AA}$ bestimmt. Diese Befunde sind auf die Wirbellosen ausgedehnt worden, darunter auch auf die Cephalopoden, wo die Collagenperiodenlänge im Nervengewebe ebenfalls um $640 \text{ \AA}$ beträgt (SCHMITT et al., 1942). Bei GRAY (1968) liegen die Collagenäquivalente des Octopus-zentralnervensystems um $600 \text{ \AA}$;

in der Pericardialdrüse ist von mir nur eine Periodenlänge von $\sim 475 \text{ \AA}$ gemessen worden. Zwei leicht unterschiedliche Bandenmuster sind anzutreffen: 1) die einen zeigen dicht gepackte Streifung, 2) die anderen sind an ihren Enden aufgelockerter (Abb. 20a, b.).

Der durch die Basalmembran gefilterte Primärharn tritt zunächst in die basalen Zwischenräume, welche von Pedicellen und Podocytenzellkörper gebildet werden. Von dort aus kann er dann durch die $\sim 4\text{-}20\mu$ breiten Interzellularen zwischen den Podocyten hindurch den Pericardialdrüsen-hohlraum erreichen, und schliesslich das Organ durch die Oberflächenspalten verlassen und ins Pericard einmünden.

Daneben könnte, in der Nähe des Oberflächenepithels, noch ein zweiter Weg beschritten werden: das Epithelgewebe, welches durch seinen basalen Lückenzellverband mit den Podozytenlakunen in direkter Verbindung steht, könnte einen Teil des Primärharns abfangen und diesen durch die Kanälchen, welche den dicht gesetzten, mit dem Mikrovillisaum abschliessenden äusseren Zellverband durchziehen, in das Pericard entlassen. Doch steht der Beweis noch aus, ob diese vom Lückenzellverband ausgehenden Kanälchen wirklich bis zum Mikrovillisaum vordringen.

Die Aufgaben der Podocyten sind für die Wirbeltiere bereits näher untersucht worden. Danach kommt diesen neben einer Stützfunktion auch ein erheblicher Einfluss auf die Filtration zu (FARQUHAR und PALADE, 1960). Auch über Arthropoden liegen solche Angaben vor. So fanden KIRSCHNER und WAGNER (1965) in den Sacculuszellen der Antennendrüse des Flusskrebses (*Orconectes*) Proteine bis

zu einem Molekulargewicht von 170.000, welche die Filtermembran passiert haben mussten. Diese Befunde können auf die Mollusken ausgedehnt werden. Dort werden in den Podozyten von O. dofleini Hämocyaninvakuolen angetroffen, deren Durchmesser $\sim 9\mu$ überschreitet. Das würde bedeuten, dass die Basalmembran von Octopus für Proteine durchlässig ist, welche das zehnfache Molekulargewicht, verglichen mit dem der Arthropoden, besitzen (das Molekulargewicht von Hämocyanin in O. vulgaris ist von SVEDBERG und ERIKSSON, 1932b, auf 2.000.000 bestimmt worden). Es liegen auch in beiden Fällen Berichte über das Auftreten von Eiweissen im Urin vor KIRSCHNER und WAGNER, 1965; FREDERICQ, 1878; LINDEMANN, 1900; v. FÜRTH, 1900).

Gelegentlich lassen sich zwischen den Podozyten auch Amöbozyten beobachten (Abb. 29.), was mit den Befunden von MEYER (1906) übereinstimmt, welcher Amöbozyten im Urin vorgefunden hat.

Es bleibt nun die Frage, ob die Basalmembran normalerweise wirklich so hoch durchlässig ist, oder ob sie bisweilen ein "Leck" bekommt, durch welches dann Hämocyanin und die Blutzellen hindurchtreten. Sollte tatsächlich solch eine Leckbildung stattfinden, so fragt es sich weiterhin, ob diese vielleicht mit den im Blutsinus beobachteten "Riesenvakuolen" identisch sind (Abb. 24; 25; 26.).

Die Fähigkeit, Eiweisse zu absorbieren, wird auch den Rhogozyten der Insekten zugeschrieben (HOLLANDE, 1921; MILLS und KING, 1965; SMITH, 1968), was als weitere Übereinstimmung zwischen Podozyten und Rhogozyten gewertet werden kann; Eiweiss-absorption ist aber auch von den Zellen des proximalen Tubulus bei Säugern bekannt: MILLER, 1960; MAUNSBACH, 1966). Darüber hinaus legen der Reichtum an Dictyosomen sowie das Vorherrschen von

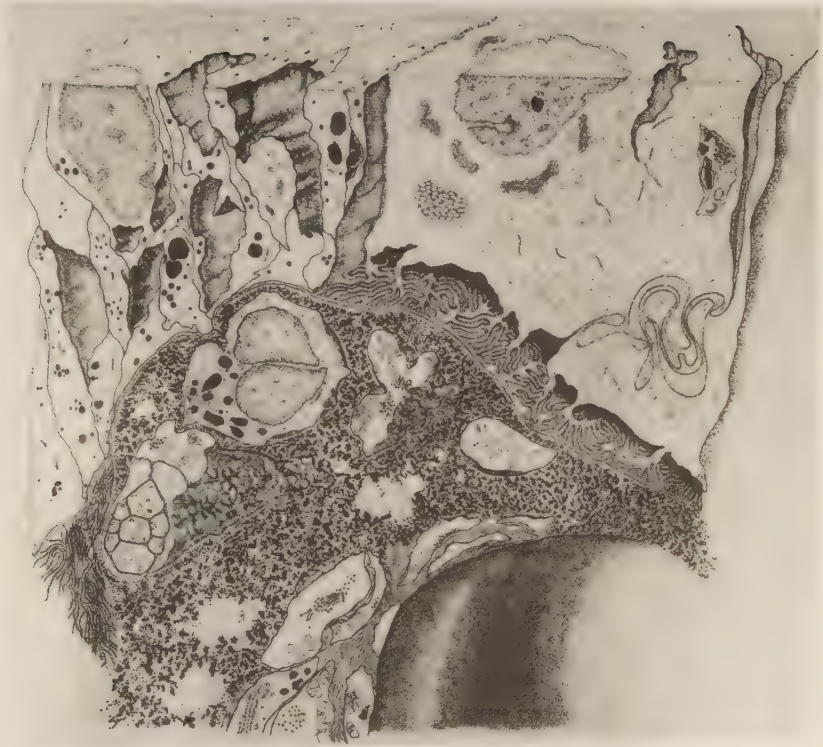
Vesikeln und Vakuolen im Zytoplasma der Podozyten eine sekretorische Tätigkeit nahe; die sekretorischen Granula von LEE et al. (1966) sehen den Einschlüssen der Podozyten sehr ähnlich; jedoch steht der physiologische Beweis für solch eine Tätigkeit noch aus. Ganz allgemein werden von POTTS und TODD (1965) aktive Prozesse postuliert, die der Ultrafiltration unmittelbar folgen müssen. Diese könnten sich an den Podozyten selbst abspielen, oder aber irgendwo am Oberflächenepithelgewebe der Pericardialdrüse stattfinden. Erst wenn man den Einfluss des Epithelgewebes auf das Ultrafiltrat kennt, liesse sich bestimmen, ob ein Vergleich mit dem Wirbeltiernephron angebracht ist und welchem Teil desselben zum Beispiel das Lückengewebe entsprechen könnte.



18

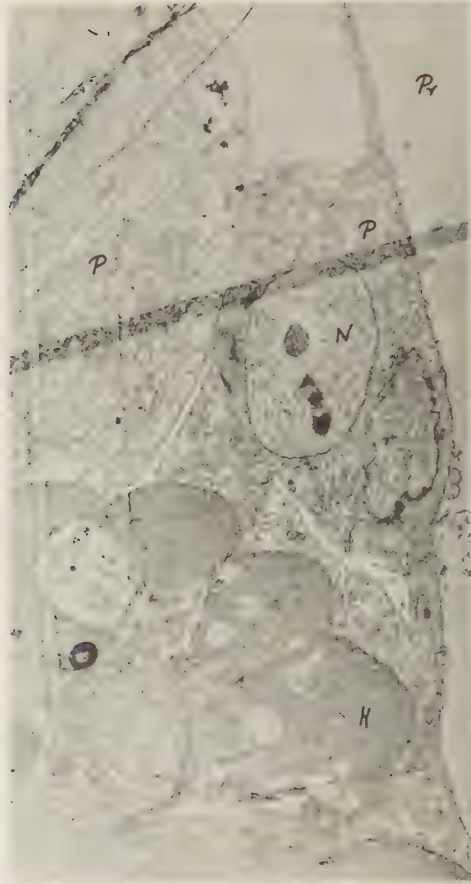
320x

Abb. 18. Oberflächenepithel (O) und das davon umschlossene Gewebe des Kiemenherzanhanges (K) im Übersichtsbild.



18a.

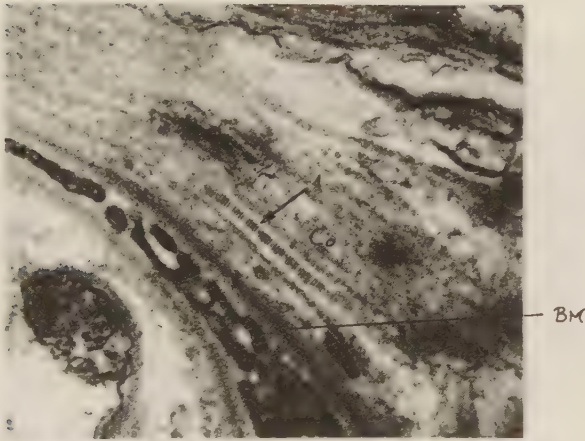
Abb. 18. Übersicht über Bauelemente und Zelltypen, welche in der Pericardialdrüse angetroffen werden:
1) im Oberflächenepithel: (Epithelzellen) und Lückenstellen (L);
2) im Inneren der Drüse: Podozyten (P); 3) in der Blutlücke der Pericardialdrüse: Blutzellen (A), Endothelzellen (En), Muskelzellen (M) mit Nervenzellen (Ne); "Riesenzellen" (R), Collagen (Co), Blutprotein Hämocyanin (H).



19

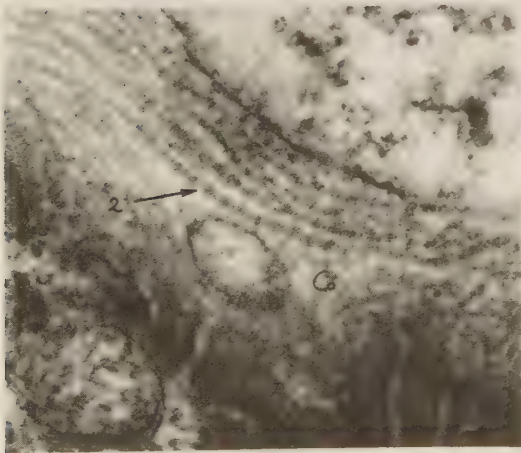
5000 x

Abb. 19. Im Kiemenherzanhang nehmen die Blutlakunen H) eine beherrschende Stellung ein: sie sind zur Peripherie hin meist gelappt. Podocyte (P), Kern mit Nucleolus (N); die mit Primärharn gefüllte Höhle des Organs (Pr).



20a

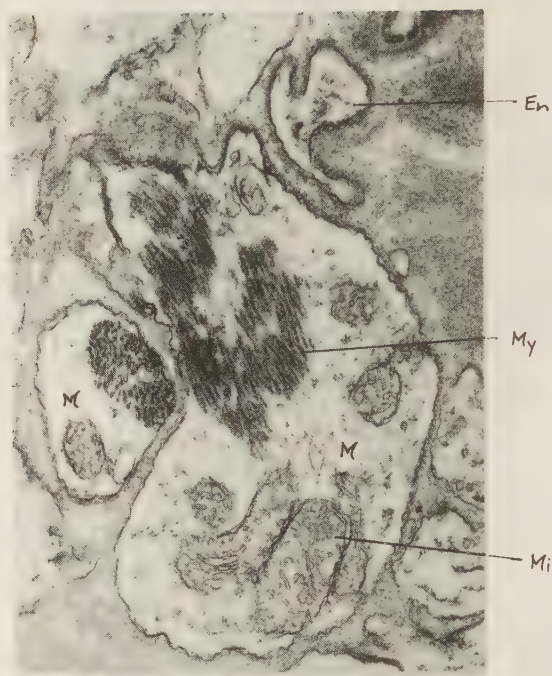
67,900



20b.

67,900x

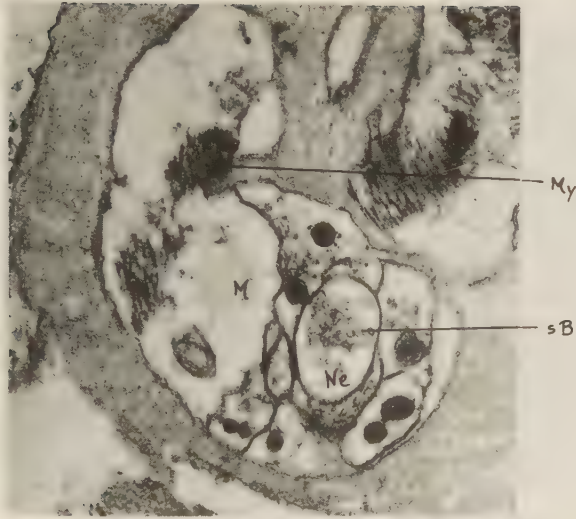
Abb. 20. Die den Blutsinus umgebende Basalmembran (BM) weist Collagenfibrillen (Co) auf. Zwei leicht unterschiedliche Bandenmuster sind anzutreffen: 1) die einen zeigen dicht gepackte Streifung ($\rightarrow 1$), 2) die anderen sind an ihren Enden aufgelockerter ($\rightarrow 2$).



21.

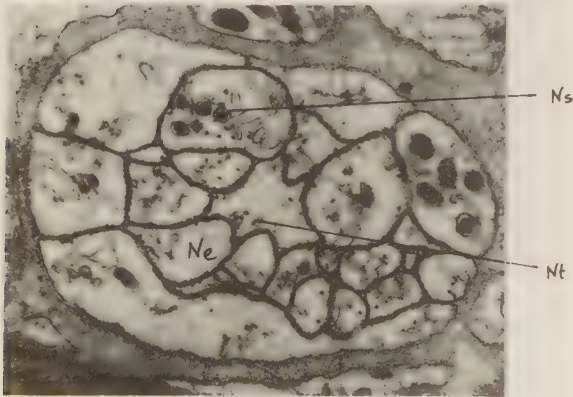
30,000 x

Abb. 21. Weit in die Blutlakune (H) hineinragende, organellenarme Endothelzellen (En) liegen der Basalmembran in lückenhafter Anordnung auf. Die Muskelzellen (M) dagegen sind reich an Myofilamenten (My) und Mitochondrien (Mi).



22a.

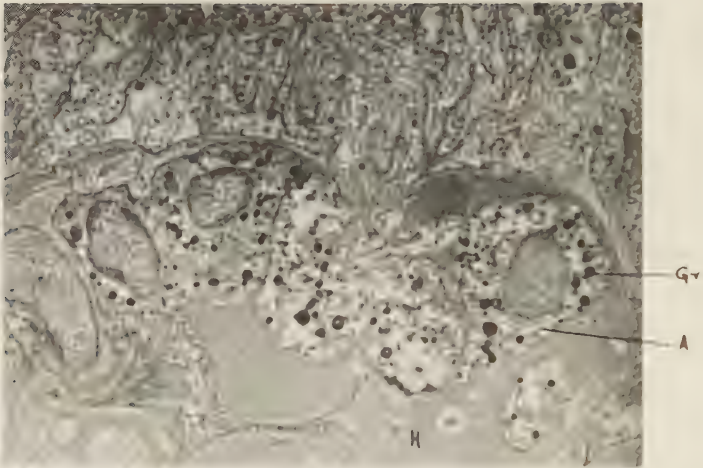
29,750x



22b.

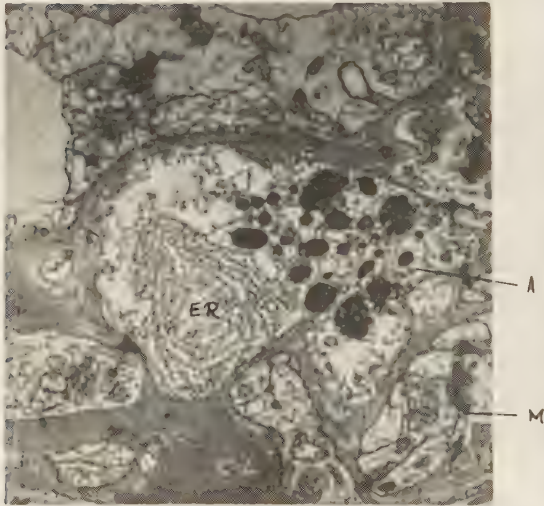
40,000x

Abb. 22. Muskelzellen (M) kommen in enger Verbindung mit Nervensträngen (Ne) vor. Die Nervenzellen (Ne) können aber auch direkt in der Blutflüssigkeit "baden". Myofilamente (My), Neurotubuli (Nt), neurosekretorische Granula (Ns), synaptische Bläschen (sB).



23a

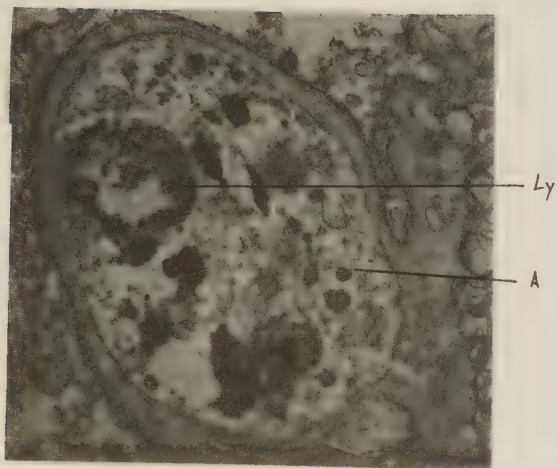
10, 150x



23b

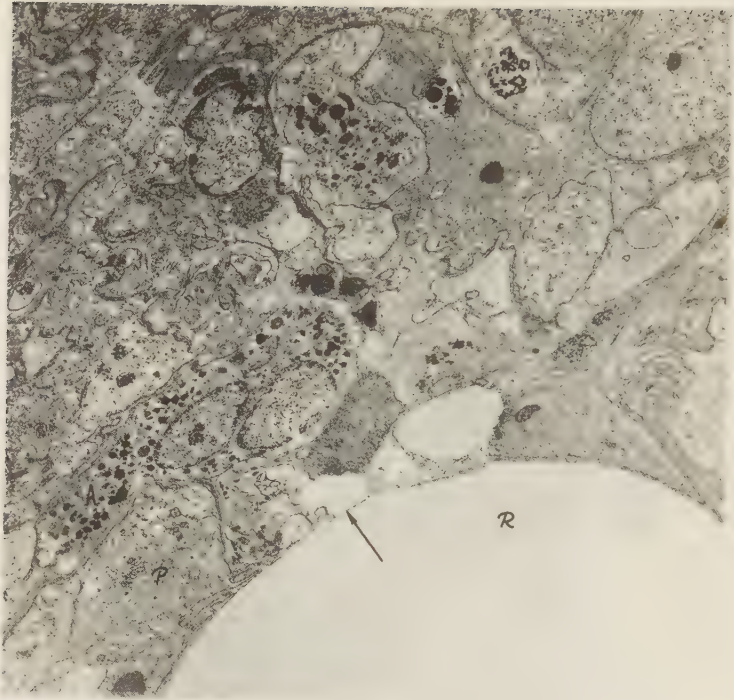
10, 150x

Abb. 23. Amöbozyten sind der einzige Blutzelltyp (A); Grana (Gr), Lysosomen (Ly), endoplasmatisches Retikulum (ER).



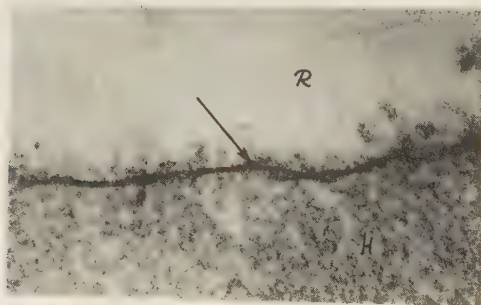
23c

31, 360x



24a.

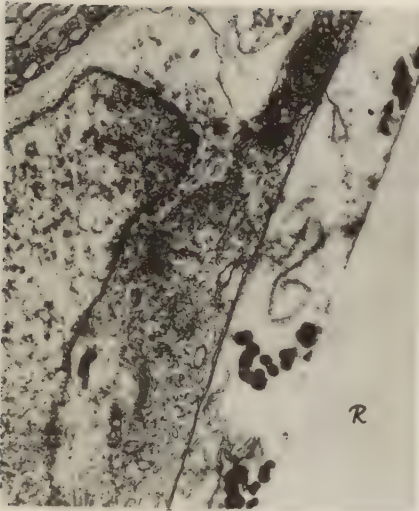
5000 x



24b

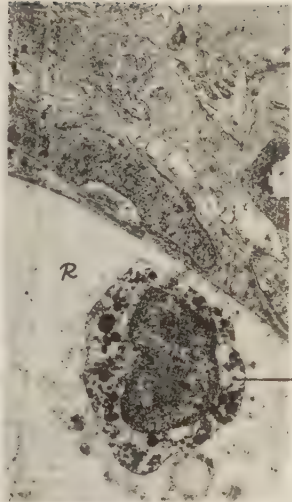
126 100x

Abb. 24. An zahlreichen Stellen sind im Blutsinus "Räume" anzutreffen, die wie Riesenvakuolen (R) anmuten. Eine membranartige Struktur (→) ist deutlich erkennbar.



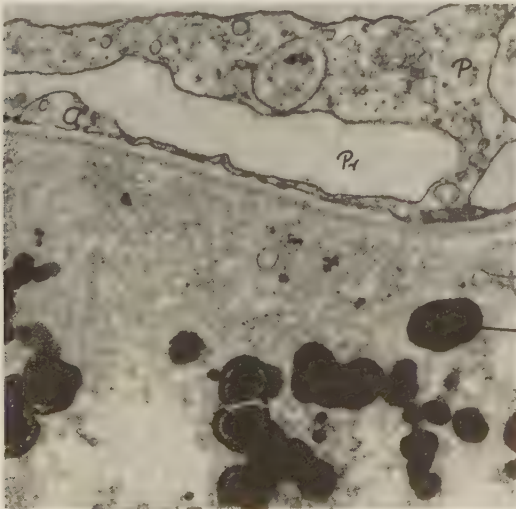
25a

22,750x



25b

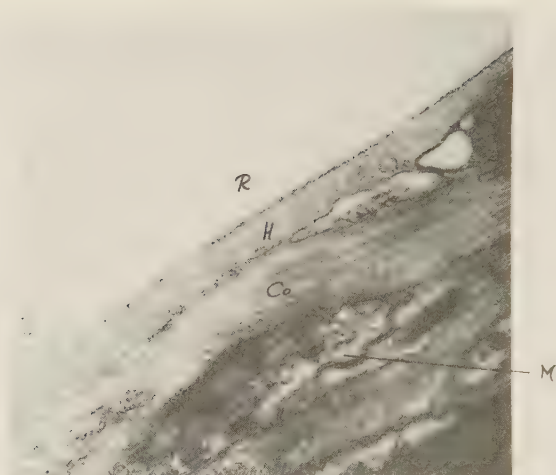
6,000x



25c

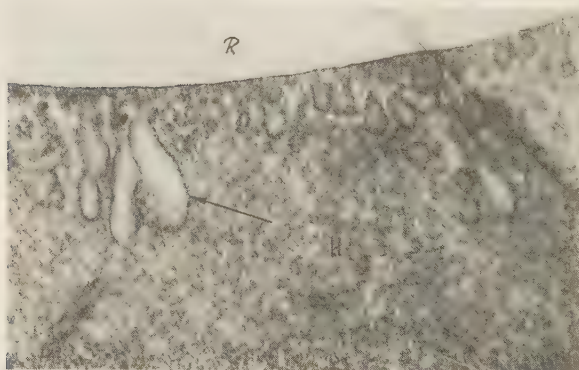
68,000x

Abb. 25. In den Randregionen dieser Räume (R) können Amöbozyten (A) oder "Harnkristall"-ähnliche Strukturen (Ha) gefunden werden. Man kann diese Strukturen (Ha) mitunter auch direkt im Blut (H) beobachten.



26 a

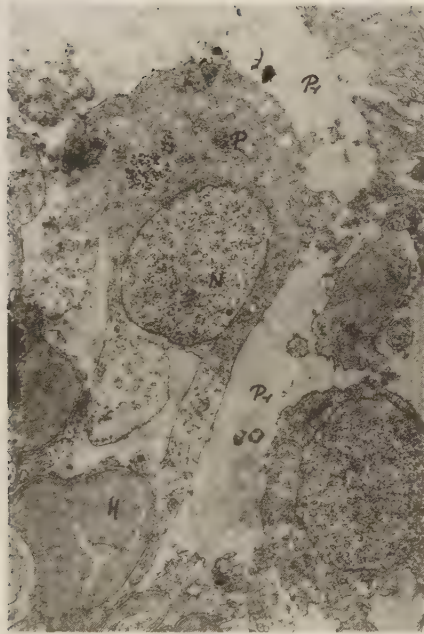
30, 200x



26 b

97, 000x

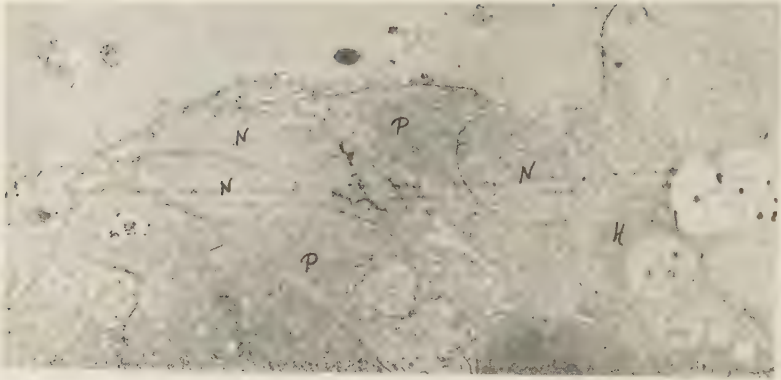
Abb. 26. Von den Randregionen der Räume (R) reichen auch Vesikel (→) in den Blutsinus (H), die wie Pinozytosebläschen aussehen. Collagen (Co), Muskelzellen (M).



27

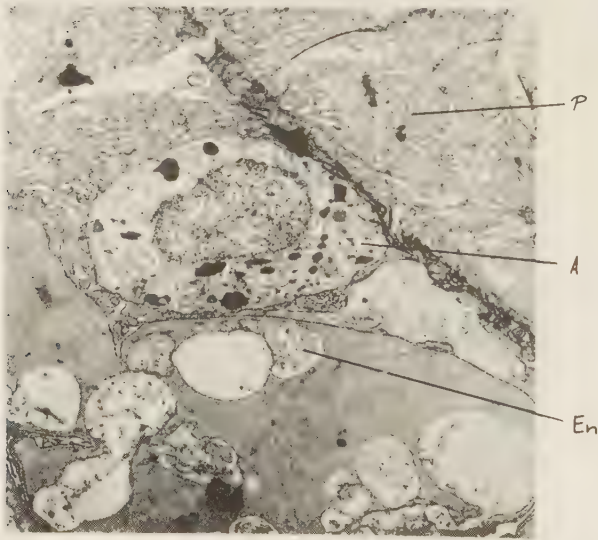
6,000x

Abb. 27. Die Höhle des Organs (Pr) ist von bauchigen Zellen, den Podozyten (P), ausgekleidet. Kern (N), Blutsinus (H).



28

3,500 x

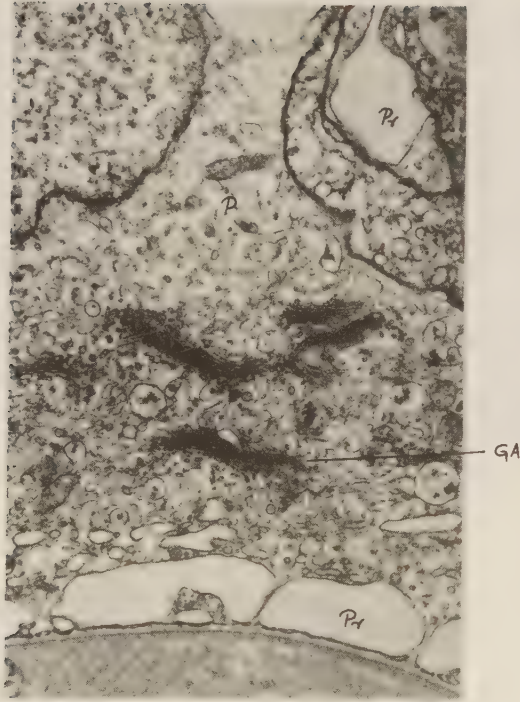


29

8,050 x

Abb. 28. Die Podocyten (P) sind von unterschiedlicher Gestalt. Primärharnerfüllte Hölle (Pr) des Organs, Blutsinus (H).

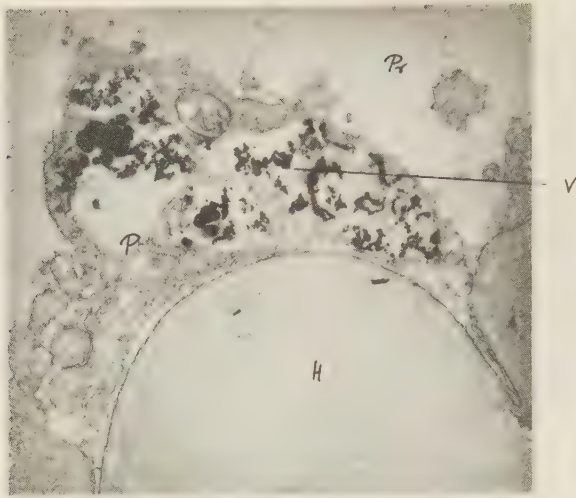
Abb. 29. Gelegentlich lassen sich zwischen den Podocyten (P) auch Amöbozyten (A) beobachten. Blutsinus (H), Endothelzellen (En).



30

20,000x

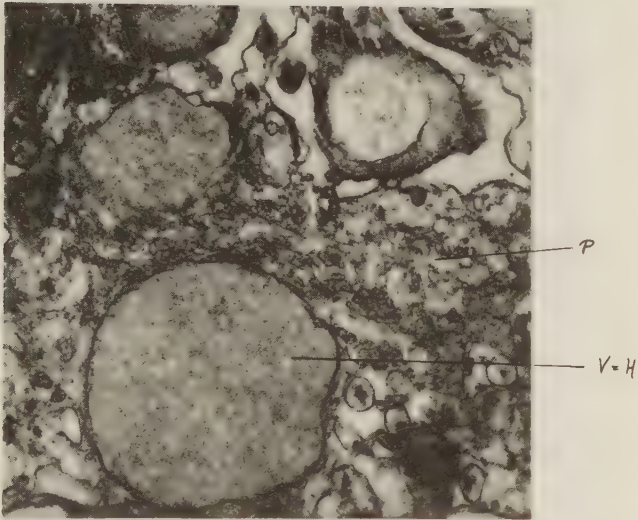
Abb. 30. Der Zelleib der Podocyten (P) ist von der Basalmembran (BM) meist stark abgehoben, und liegt ihr nur mit besonderen Ausläufern, den Pedicellen (Pe), auf. Das Zytoplasma ist reich an Vesikeln; besitzt zerstreut liegendes endoplasmatisches Retikulum (ER) und zahlreiche Dictyosomen (GA), die sich um einen Kern (N) herumgruppieren. Interzellularen (Pr).



31a

10,150 x

Abb. 31. Im Apikalbereich der Podozyten liegen Einschlußvakuolen (V), die eine beträchtliche Größe erlangen können. Blutsinus (H), Höhle des Organs (Pr).

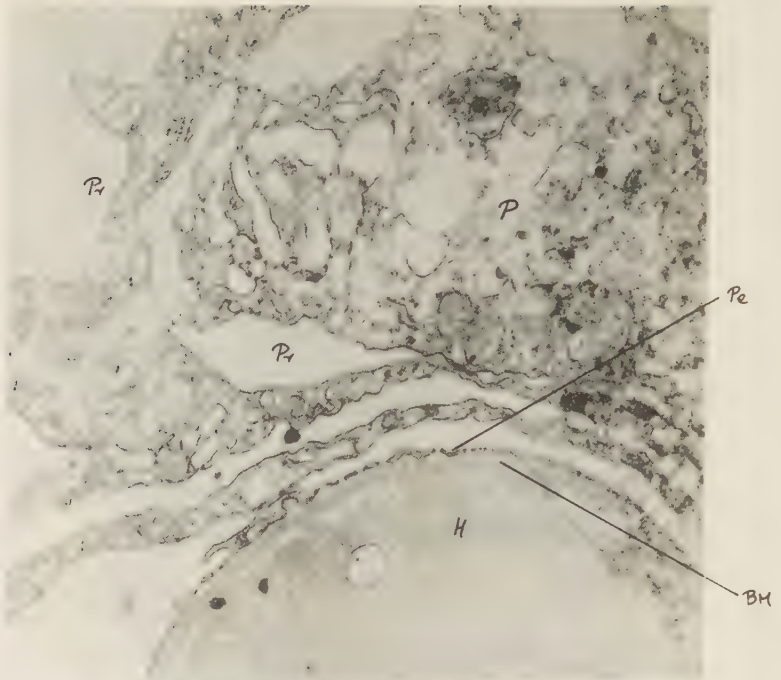


32a. $\approx 18,900 \times$



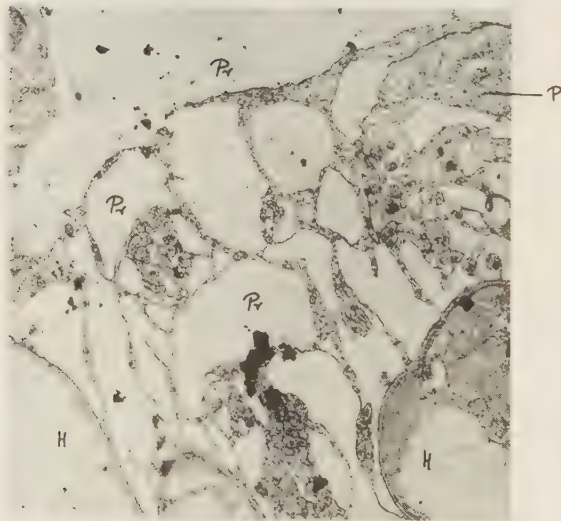
32b. $70,000 \times$

Abb. 32. Bei einigen dieser Podozytenvakuolen (V) handelt es sich offensichtlich um Hämocyaninvakuolen (H). Auch hier können verschiedene Ordnungszustände der Hämocyaninmoleküle ($\rightarrow$) angetroffen werden.



33a.

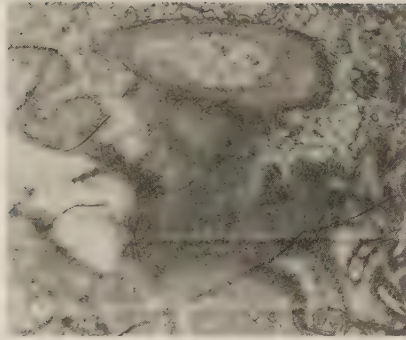
20,000x



33b

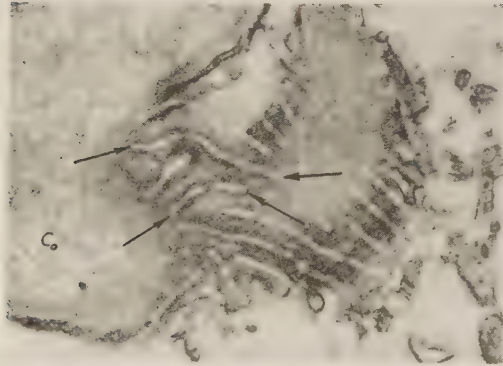
6300x

Abb. 33. Die Podocyten (P) berühren die Basalmembran (BM) hauptsächlich mit ihren Plasmafortsätzen, den Pedicellen (Pe), während der eigentliche Zelleib stark abgehoben sein kann. Blutlakune (H), Höhle der Pericardialdrüse (Pr).



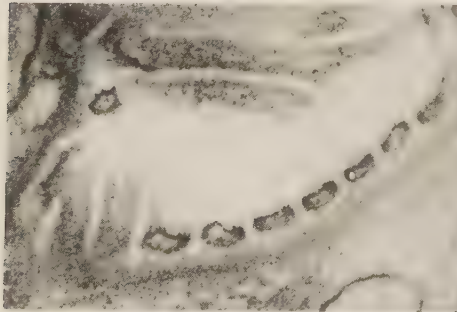
34a

12,000 x



34b

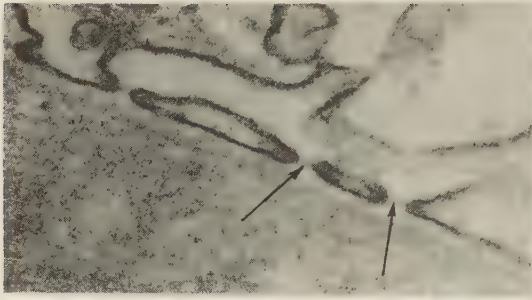
39,200 x



34c

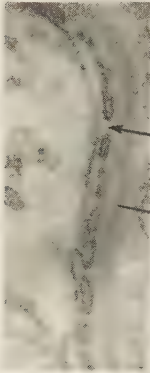
87,300 x

Abb. 34. Die Fortsätze der Podozyten (P), die Pedicellen (Pe), sind mit den Ausläufern der Nachbarzellen innig verzahnt. Zuweilen scheinen die Pedicellen (Pe) an beiden Enden in den eigentlichen Zellkörper überzugehen (↔↔).

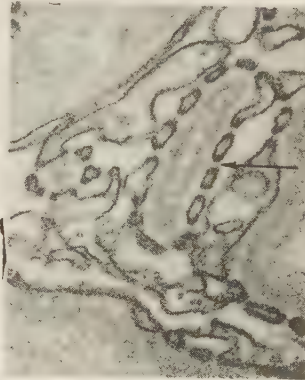


35a

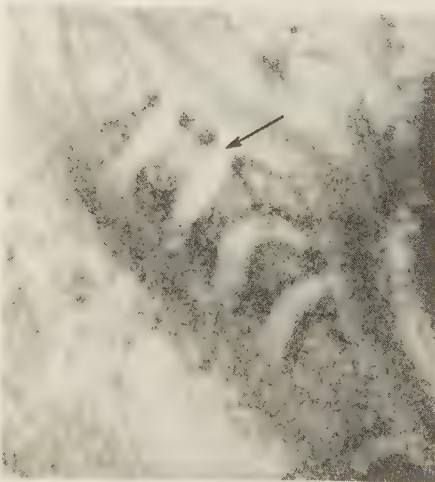
126, 100x



10 000x 35b.



35c. 65,000x

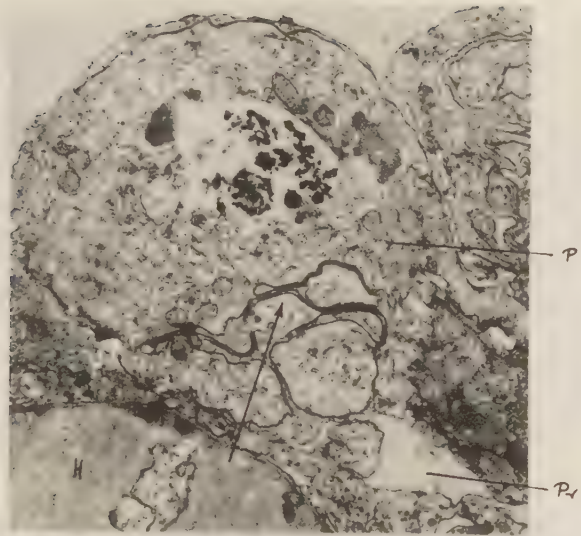


35d.

98, 400x

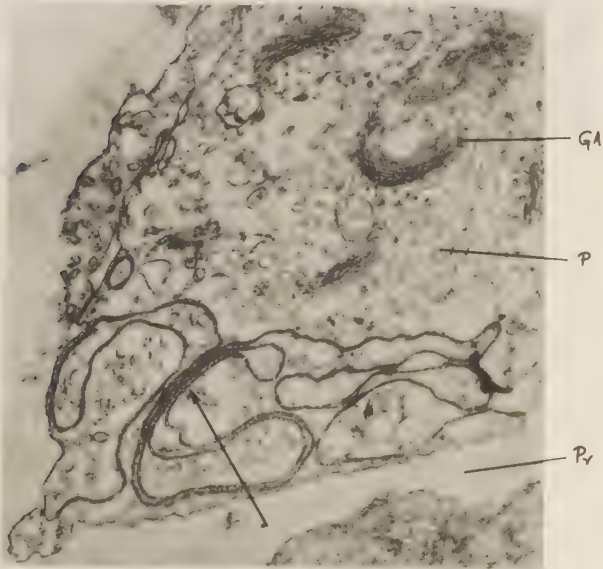
Abb. 35. Zwischen den aneinander-
grenzenden Pedicellen (Pe) bleibt
ein Spalt frei, der Filtrations-
schlitz ($\rightarrow$), der möglicherweise

durch Diaphragmen geschlossen wird;
denn die feinen, die Pedicellen
verbindenden Fibrillen, könnten auf
ein Diaphragma hindeuten.



36a

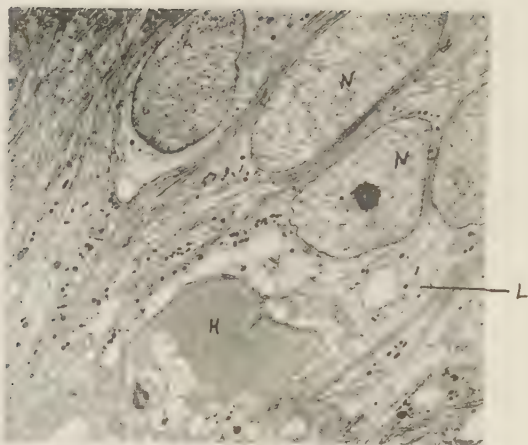
10,150 x



36 b.

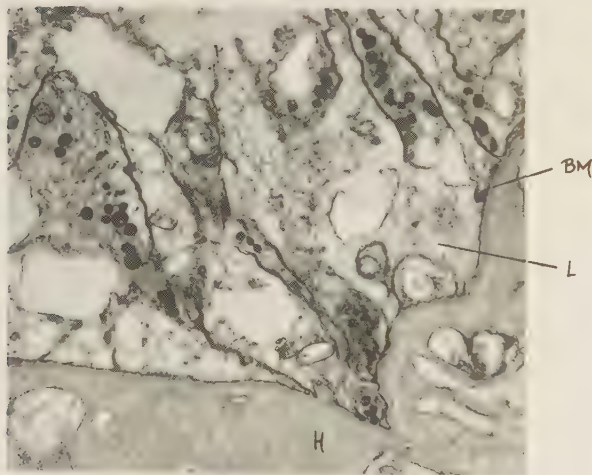
20,000 x

Abb. 36. Zwischen den Podocyten (P) kommen langgestreckte Berührungszonen vor, und mitunter stark gewundene Zellgrenzen, die hauptsächlich apikal beobachtet werden.



37a

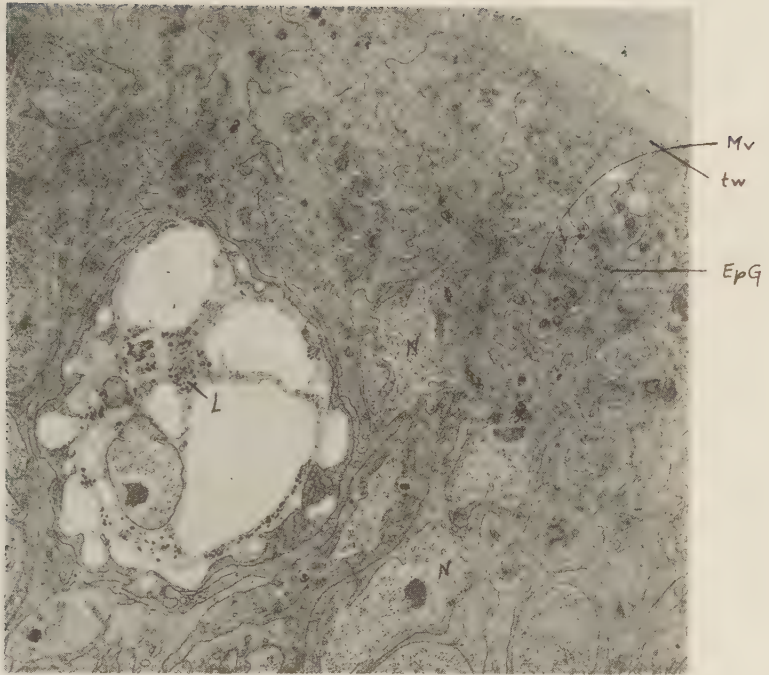
5,000 x



37b.

13,300 x

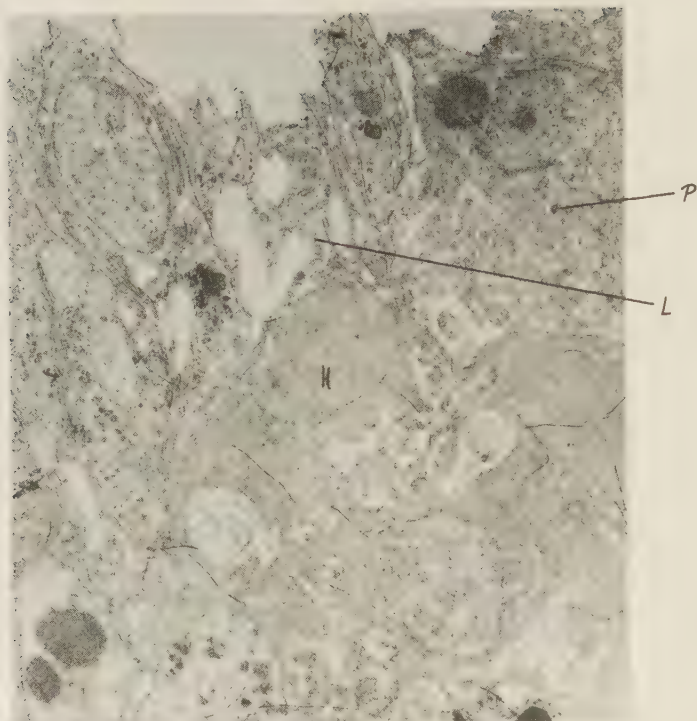
Abb. 37. Die Lückenzellen (L) gehören dem Oberflächenepithelgewebe (O) der Pericardialdrüse an. Sie sitzen der Basalmembran (BM) direkt auf und bilden einen lakunenreichen Zellverband.



38.

4,550x

Abb. 38. Das Maschenwerk aus bizarren Lückenzellen (L) geht in ein dicht gesetztes Zellgewebe (EpG) über, das von Lückenzellkanälchen (L) durchzogen wird. Kern mit Nucleolus (N), "terminal web" (tw), Mikrovilli (Mv).



39.

6000x

Abb. 39. An den Nahtstellen zwischen dem Oberflächenepithelgewebe (O) und dem Pericardialhöhlenepithel (P) bestehen offene Verbindungen.



40

2

Abb. 40. In das äußere Epithelgewebe (EpG) des Organs sind gelegentlich Schleimzellen eingestreut.

III. DIE KIEMENHERZTASCHEN

Jeder Kiemenherzanhang wird von einer flaschenförmigen Tasche umgeben. Es handelt sich hierbei um einen Abschnitt der sekundären Leibeshöhle (CLAUS, HATSCHEK aus GROBBEN, 1884), welche sich aus fünf Kammern zusammensetzt (zwei Harnsäcken, zwei Kiemenherztaschen und einer Genitalhöhle, HANCOCK, 1861). Von GROBBEN (1884) liegt eine lichtmikroskopische Beschreibung dieser Kiemenherztaschen vor, nach welcher sie von einem einschichtigen, hohen flimmernden Zylinderepithel ausgekleidet sind, wobei die Wimpern eine ansehnliche Cuticularschicht durchsetzen. Auf einigen Präparaten wird ein Zerfall der Cuticularschicht in einzelne Stäbchen beobachtet. Der apikale Zellinhalt zeigt lichtbrechende Körnchen, der basale eine Plasmastreifung. Aussen ist das Flimmerepithel von Bindegewebe umgeben, in welches Muskelzellen eingelagert sind.

Das stimmt recht gut mit den von mir gemachten spärlichen Beobachtungen überein. Danach ist die einschichtige Epithellage äusserst unregelmässig gewunden (Abb. 41.). Sie misst, unter Einschluss von apikalem Stäbchensaum und Zilien, zwischen $\sim 45\mu$ und $\sim 75\mu$. Das Zytoplasma der Zellen lässt Granula erkennen und auch Kerne sowie eine gewisse, in Längsrichtung verlaufende Plasmastreifung. Diese Zellage ist basal von Bindegewebe überzogen, in welchem besonders die Blutgefässe auffallen.

Anhand des wenigen, mir zur Verfügung stehenden Materials, lassen sich elektronenmikroskopisch mit Sicherheit zunächst nur zwei Zelltypen feststellen, die aber möglicherweise die gesamte Kiemenherztasche auskleiden. Es handelt sich dabei 1) um einen Epithelzelltyp,

wie er in Nierentubuli angetroffen wird, und 2) um eine lakenförmige Zelle, welche schon im Zusammenhang mit dem Epithel von Kiemenherz und Kiemenherzanhang beschrieben worden ist (Abb. 42.). Es sei hier zunächst auf die flimmernden Epithelzellen eingegangen. Eine Bestimmung der Zilien oder Undulipodien habe ich nicht unternommen, so dass die zwischen $\sim 36\mu$ und $\sim 52\mu$ schwankende Längenmessung lediglich den Zelleib und den Stäbchensaum berücksichtigt. Die Breitenwerte reichen von $\sim 1\mu$ bis $\sim 23\mu$. Wir haben es demnach mit Zellen zu tun, deren Höhe der doppelten Breite entspricht, also mit Zylinderzellen. Diese unregelmässigen, polar gestalteten Zellen (Abb. 42; 43.) zerfallen in 1) einen Apikalteil, welcher den Mikrovillisaum und die Undulipodien trägt, 2) einen mittleren Zytoplasmareich, welcher die Organellen, Einschlüsse und eine hochkomplizierte seitliche Verzahnung aufweist, und 3) ein basales Labyrinth.

Zelloberfläche

Die Epithelzellen tragen einen dichten, $\sim 3,0-4,2\mu$ langen Stäbchenbesatz. Wie Flachschnitte zeigen, verlaufen die Undulipodienansätze in diesem Mikrovillisaum in bandartiger Anordnung (Abb. 44.). Die gegenseitigen Abstände der Undulipodien innerhalb eines solchen Bandes liegen um $\sim 0,05-0,5\mu$. An dem Stäbchensaum ist beachtenswert, dass das apikale Zellplasma offenbar nicht unverzüglich in die Mikrovilli übergeht, sondern zunächst einmal ein Relief von Plasma-senkungen und -erhebungen bildet, von dem dann die einzelnen Fortsätze ihren Ausgang zu nehmen scheinen. Da die Mikrovilli allgemein empfindlich auf Fixierungslösungen reagieren, könnte es sich hierbei um Artefakte handeln (Abb. 45a.); ebenso gut könnte man diese Strukturen jedoch mit eventueller Pinozytoseaktivität (LEWIS, 1931 aus FAWCETT, 1965) erklären. Die Mikrovilli selbst sind von Filamenten durchzogen, wie sie überall im Zytoplasma

vorkommen; allerdings habe ich Schwierigkeiten, eine äussere Mucopolysaccharid-hülle nachzuweisen ("surface coat", FAWCETT, 1965; ITO, 1965; DORFMAN, 1963), was wiederum mit der schlechten Erhaltung des Stäbchensaumes in Zusammenhang gebracht werden könnte (MAUNSBACH, 1966). Dieser ist vom übrigen Zytoplasma nicht durch ein filamentöses Schlussnetz ("terminal web") getrennt; statt dessen zeichnet sich die ihm benachbarte Plasmaschicht durch grossen Vesikelreichtum aus, wie er von PALADE (1953, aus FAWCETT, 1965) erstmals beschrieben worden ist. Es werden nur wenige Mitochondrien angetroffen, vereinzelt auch Multivesikularkörper DAVID, 1970) und glattes endoplasmatisches Retikulum. Hier sind auch Zilienwurzeln bis zu $\sim 3\mu$ Länge verfolgbar. An den seitlichen Zellgrenzen fallen $\sim 0,5\mu$ lange, verstärkte Schlussleisten auf (Abb. 45b.) (FARQUHAR und PALADE, 1963).

Mittlerer Zytoplasmabereich

Den hier vorkommenden Strukturen nach zu urteilen, muss es sich um einen funktionell besonders aktiven Teil der Zelle handeln. Das wird an der unerhört verschlungenen seitlichen Verzahnung sichtbar (Abb. 46a.), die wesentlich komplizierter aufgebaut ist, als das basale Labyrinth dieser Zelle und die man als "laterales Labyrinth" ansprechen könnte. Die einzelnen gegenläufigen Membranen können, gleich einem Serpentinverlauf, sehr eng beieinander liegen. Ihre Interzellularen zeigen eine Querbrückenmusterung (OSCHMAN und WALL, 1969) und besitzen einen konstanten Abstand (Abb. 46b.). Im Zusammenhang mit diesem lateralen Labyrinth wird auch die Hauptmasse der Mitochondrien angetroffen. Weiterhin wird das anliegende Plasma von Bläschen durchsetzt, hat Mikrotubuli und glattes sowie rauhes endoplasmatisches Retikulum. Auch fallen in unmittelbarer Nachbarschaft häufig bis zu $\sim 8\mu$ grosse Vakuolen auf,

(Abb. 47a, b.), welche meist einen mehr oder weniger zerstreuten körnigen Inhalt aufweisen. Diese Vakuolen werden möglicherweise von Dictyosomen gebildet; jedenfalls scheinen die Dictyosomen mit diesen in enger räumlicher Beziehung zu stehen. Mit dem lateralen Labyrinth ungefähr auf gleicher Höhe liegt auch der von Dictyosomen umgebene, bis zu $\sim 13,6\mu$ lange Kern (Abb. 42; 43.). Obwohl durchweg von ovaler Gestalt, kann er gelegentlich auch verzweigte Formen annehmen (Abb. 48b.). In dem gleichmässig verteilten Chromatin ist mindestens ein bis zu $\sim 2,3\mu$ grosser Nucleolus zu finden.

Ausserdem kommen in dieser Zytoplasmazone merkwürdige Einschlüsse vor (Abb. 48; 49.). Sie sind meist oval und mitunter von einer Membran umgeben; sie erreichen die beachtlichen Masse von $\sim 7,4\mu$ Länge und $\sim 5\mu$ Breite. Bei ihrem Inhalt handelt es sich um eine Matrix mittlerer Elektronendichte mit filamentösen oder myelinähnlichen Einlagen; darin werden rundliche, stark elektronendichte Tropfen vorgefunden, welche sich mitunter auch auf den gesamten Einschluss ausdehnen können. Diese Einschlüsse dürften unter die von DAVID (1970) behandelten Zytolysomen fallen.

Das Grundplasma angrenzender Zellen kann unterschiedliche Elektronendichte zeigen, was bei den unentwegt tätigen Zellen von Nierenorganen sicherlich als Fixierungsartefakt gewertet werden kann; (dagegen würde das gleiche Erscheinungsbild bei den durch osmotische Reize gesteuerten Salzdrüsen auf unterschiedliche Aktivitätszustände der Zellen hindeuten (KOMNICK, 1963a/b).

Basales Labyrinth

Der einer Basalmembran aufsitzende Zellboden ist durch Einfaltungen gekennzeichnet, welche mit einer Gesamthöhe zwischen $\sim 6,3\mu$ und $\sim 19,4\mu$ ungefähr ein Viertel der Zelllänge ausmachen. Dieses basale

Labyrinth ist mit seinen bis zu $\sim 1,2\mu$ breiten Plasmafortsätzen wesentlich aufgelockerter als das laterale (Abb. 50; 51.). Nur gelegentlich liegen zwei Membranen eng beieinander. Der Mitochondrienbesatz ist gering, dagegen sind die übrigen Elemente des Grundplasmas gut sichtbar. So sind zum Beispiel rauhes und glattes endoplasmatisches Retikulum und zahlreiche Mikrotubuli vorhanden; auch werden verschiedenartige Einschlüsse gefunden, die vielleicht alle als Lysosomen gelten können (ALTNER, 1968; DeDUVE, 1959; DAVID, 1970). In einem Falle scheint eine solche Struktur die Basalmembran sogar direkt zu berühren (Abb. 51.). Auf manchen Schnitten sind die basalen Plasmafortsätze erstaunlich elektronenlicht und "leer"; auch liegen darin längliche Vakuolen von $\sim 0,89\mu$ (Abb. 52.), bei denen es sich um Artefakte handeln müsste (von degenerierenden Mitochondrien, möglicherweise).

Tief ins Kiemenherztaschenepithel eingebettet liegt ein zweiter Zelltyp, dessen Fortsätze die Basalmembran erreichen, jedoch an keiner Stelle so weit vordringen, dass sie die Flüssigkeit des Primärharns gleichberechtigt neben den Flimmerzellen säumen (Abb. 42; 49; 50.). Es handelt sich hierbei um einen Zelltyp, wie er in ähnlicher Form schon in Verbindung mit den Epithelien des Kiemenherzens und der Pericardialdrüse beobachtet worden ist. Aus dem wenigen mir zur Verfügung stehenden Material lässt er sich einstweilen folgendermassen umreißen: 1) er ist unregelmässig geformt und 2) sein Zytoplasma ist reich an osmiophilen Granula.

Die von mir sonst im Zusammenhang mit dieser Zellart gefundenen Lakunen sind hier nicht angetroffen worden. Es besteht jedoch die grosse Wahrscheinlichkeit, dass bei Fortsetzung der Schnittserien Lakunen nachgewiesen werden können, wie dies bei den sehr ähnlich

gelagerten Verhältnissen an den gut untersuchten Venenanhängen (Abschnitt IV) der Fall ist. Es wird daher auch in diesem Abschnitt an der Bezeichnung "Lückenzellen" bis auf weiteres festgehalten. Diese können sich bis zu $\sim 23,4\mu$ über die Basalmembran erheben, d.h. ungefähr die mittlere Zellhöhe der sie umgebenden Flimmerzellen erreichen und können sich seitlich bis zu $\sim 30\mu$ ausdehnen. Die Zellbreite schwankt stark zwischen $\sim 0,03\mu$ und $\sim 6\mu$ im Kernbereich, wobei dann der Kern den Hauptinhalt der Zelle darstellt und nur einem geringen Plasmaraum Raum lässt. Das Grundplasma der Lückenzellen ist mitunter elektronendichter als das Zytoplasma der benachbarten Epithelzellen; es zeigt ausserdem den grössten an Lückenzellen beobachteten Organellenreichtum. Es können zum Beispiel mehrere Dictyosomen in einem Schnitt gefunden werden; auch endoplasmatisches Retikulum und Ribosomen, und natürlich eine Anzahl von membrangebundenen Grana sind vorhanden. Diese haben meist eine rundliche Form von der Grösse $\sim 870-3600\text{\AA}$, können aber auch länglich erscheinen und dann bis zu $\sim 0,5\mu$ messen.

Das Bindegewebe

Das Epithel der Kiemenherztaschen wird von einer Basalmembran vollständig zum Bindegewebe hin abgeschlossen (FARQUHAR et al., 1961; BRUCHHAUSEN und MERKER, 1967), wie das auch in der Kiemenherzwand der Fall ist (Abb. 41; 42.). An der Basalmembran sowie wie überall im Bindegewebe werden in grosser Zahl Collagenfibrillen angetroffen (SCHMITT et al., 1942; GRAY, 1968). Durch das Bindegewebe mit Fibrozyten ziehen Muskelzellen und Blutgefässe. An den Muskelzellen (ZEBE, 1966/67) ist bis zu $\sim 20\mu$ der Zelllänge sichtbar. Am besten sind noch die Fibrozyten getroffen (GRAY, 1968), deren langgezogene Gestalt eine Breitenschwankung von $\sim 0,1-3,46\mu$ zeigt. Die Fibrozytenkerne sind ebenfalls länglich und besitzen

einen $\sim 1\mu$ grossen Nucleolus. Das übrige Zytoplasma zeichnet sich aus durch Vesikelreichtum, lysosomenartige Einschlüsse und endoplasmatisches Retikulum. Die hier vorkommenden Blutgefässe möchte ich dem Typ 1 und Typ 4 der von BARBER und GRAZIADEI (1965) gegebenen Einteilung gleichsetzen.

Diskussion

Die embryologischen Studien von NAEF (1912) am Cölomoderm (MARTHY, 1968) von Cephalopoden haben gezeigt, dass die Kiemherztasche nicht in den Harnsack einmündet, sondern vielmehr den Nierenporus bildet. NAEF (1912) hat also in dem Harnsack geradezu einen Anhang des Renopericardialkanals gesehen. Dieses Verhältnis eines direkt nach aussen führenden Wimperntrichters wird ja auch bei Nautilus oder den Ringelwürmern angetroffen.

Während eine Fülle von Untersuchungen über den Tubulustyp vorliegen, so wie er an den Venenanhängen auftritt, ist das elektronenmikroskopische Material über Flimmerzellen in der hier behandelten Form erstaunlich gering. Nur zwei Arbeiten sind mir bekannt; sie stammen von BOUILLON (1960) und BONGA und BOER (1969) und befassen sich mit Flimmerzellen des Renopericardialkanals von Gastropoden. Daraus geht hervor, dass deren Aufgaben bei Gastropoden, wie bei Cephalopoden weitgehend übereinstimmen müssen: d.h. Bewegung (mechanisch, durch Wimpernschlag) und Veränderung (chemisch, durch die Zellen selbst aufgrund ihrer Membrananordnungen) von Flüssigkeiten (des Primärharns).

Denkt man sich die Undulipodien einmal weg und betrachtet die Flimmerzelle lediglich auf ihre gut entwickelten apikalen, lateralen und basalen Oberflächeneinfaltungen hin, so darf man regen

Stoffaustausch annehmen (DIAMOND und BOSSERT, 1967; BERRIDGE und OSCHMAN, 1969; WESSING, 1965). Es besteht eine Reihe von Arbeiten darüber, welche physiologischen Vorgänge sich im einzelnen an den verschiedenen Einfaltungszonen einer Zelle abwickeln könnten: so spielen sich nach DALTON et al. (1951), FAWCETT (1962) und KOMNICK und WOHLFARTH-BOTTERMANN (1964) zum Beispiel an den Mikrovilli aktive Resorptionsvorgänge ab. Die Mikrovilli der Flimmerzellen der Octopus-Kiemenerkertasche sind gut ausgebildet, d.h. mit ihren $\sim 4,2\mu$ Länge sind sie innerhalb des Exkretionssystems neben denen der Venenanhänge am besten entwickelt.

Aber auch dem lateralen Labyrinth wird resorbierende Fähigkeit zugeschrieben; in diesem Zusammenhang bezeichnet THOENES (1965) die Dünndarmzellen als ein "Musterbeispiel resorbierender Zellen". Die Flimmerzellen des Pericardialkanals von Octopus haben ein sehr stark ausgeprägtes, mitochondrienreiches laterales Labyrinth. Wie für den proximalen Tubulus des Wirbeltiernephrons (POTTS, 1967; KANTER, 1959), so gilt auch für die Kiemenerkertasche als gesichert, dass Glucose aus dem Ultrafiltrat resorbiert wird (HARRISON und MARTIN, 1955, 1965; POTTS und MARTIN, 1963); möglicherweise findet hier aber auch die Aminosäuren-, Wasser- und Salz-rückresorption statt (MARTIN und HARRISON, 1966), wie zum Beispiel von Calcium (POTTS und TODD, 1965; EMANUEL und MARTIN, 1956). Der Zusammenfassung von STROHL (1924) nach zu entnehmen, speichern die Flimmerzellen jedoch keine Farbstoffe. An den basalen Membraneinfaltungen hat KOMNICK (1965) zumindest bei den Tubuluszellen der Salzdrüse vorwiegend Vorgänge der aktiven Sekretion festgestellt. Wahrscheinlich tritt aber auch Resorptionstätigkeit auf. Das basale Labyrinth der Flimmerzellen ist einfacher gestaltet, im Vergleich zu dessen lateralem Labyrinth,

und besitzt auch ein nur geringes Chondriom. Die Epithelzellen der Kiemenherztasche zeigen also das für transportierende Zellen übliche Struktursystem - welche Aufgaben den verschiedenen Einfaltungszonen auch im einzelnen zukommen mögen - wobei laterales und basales Labyrinth wohl als funktionell identisch anzusehen sind. Über die Natur solcher Transportvorgänge bestehen zunächst nur Hypothesen. Jedoch lässt sich ein Modell von DIAMOND und BOSSERT (1967), das von BERRIDGE und OSCHMAN (1969) erweitert worden ist, gut auf die Verhältnisse an den Membraneinfaltungen von Flimmerzellen anwenden: danach wickeln sich die Transportvorgänge anhand einer Substrat-Wasser Kopplung ab (CURRAN, 1960, 1965; DIAMOND und TORMEY, 1966a), wobei zunächst einmal gewisse Ionen die Zellmembran (der kanälchenähnlich geformten Einfaltungen, mit einem offenen und einem geschlossenen Ende) aktiv durchqueren und dann vom Wasser (zusammen mit anderen Ionen) passiv gefolgt und weitergetragen werden. Ionenansammlungen im blind geschlossenen Ende einer Membranfalte machen dieses seiner Umgebung gegenüber hypertonisch und können so einen "stehenden osmotischen Gradienten" erzeugen. Die transportierte Flüssigkeit wird dann, mit abnehmendem Kanaldurchmesser, bzw. zunehmender Kanallänge, nach und nach isotonisch (KEYNES, 1969). Da es sich bei dem lateralen Labyrinth der Flimmerzellen in den Kiemenherztaschen mit seinen dicht gesetzten Membranserpentinien und dem reichhaltigen Chondriom um die auffallendste Einfaltungszone dieser Zelle handelt, dürfte hier wohl auch die grösste Stoffwechselaktivität angenommen werden (ASHWORTH et al., 1963). Auch BERRIDGE und OSCHMAN (1969) haben dem lateralen Labyrinth besondere Aufmerksamkeit zugewandt und führen auch Arbeiten an (KAYE et al., 1966; TORMEY

und DIAMOND, 1967; SCHMIDT-NIELSEN und DAVIS, 1968; BERRIDGE und GUPTA, 1967), welche die Hypothese vom steigenden osmotischen Gradienten auch für die seitlichen Einfaltungen von absorbierenden Epithelien bestätigen. Gleichermassen gilt die resorbierende Eigenschaft der Kiemenherztaschen von Octopus als physiologisch bewiesen (HARRISON und MARTIN, 1965; MARTIN und HARRISON, 1966).

Über die am Fusse der Flimmerzellen gelegenen Lückenzellen lassen sich einstweilen keine bindenden Zusagen machen. Es ist aber anzunehmen, dass sie hier in ähnlicher Anordnung auftreten, wie an den Venenanhängen.

Der in das Cölom abgepresste Primärharn wird ganz allgemein als ein Ultrafiltrat aufgefasst (HARRISON und MARTIN, 1965; KÜMMEL, 1967; POTTS, 1967), dessen Ionenzusammensetzung gleich der des Blutes ist und bei Octopus zunächst einmal durch Rückresorption verändert wird (HARRISON und MARTIN, 1955, 1965; POTTS und MARTIN, 1963; MARTIN und HARRISON, 1966; POTTS und TODD, 1965; EMANUEL und MARTIN, 1956).

Von DENTON et al. (1958, 1969) liegen Berichte vor, nach denen die cranchiden Cephalopoden ihr Cölom wie eine Schwimmblase benutzen können, indem sie die Flüssigkeitsdichte durch Zusatz von Ammonium-chlorid herabsetzen. Es werden zwei Transportmöglichkeiten für das Ammoniak in das Cölom angeboten: 1) passive Diffusion (POTTS und PARRY, 1968) des Ammoniakmoleküls, welches dann in der Cölomflüssigkeit als Ion gebunden wird (JACOBS, 1940), oder 2) aktive Sekretion (DENTON et al., 1969). Betrachtet man sich basales und laterales Labyrinth der Flimmerzellen, so ist letztere Möglichkeit nicht auszuschliessen. POTTS (1963), der sich

eingehend mit der Ammoniakausscheidung bei Octopoden befasst hat, berichtet jedoch, dass hier die Ammoniakkonzentration des Ultrafiltrates der des Blutes im grossen und ganzen gleicht (könnte das bedeuten, dass die Epithelzellen der Kiemenherztasche am Ammoniaktransport unbeteiligt sind und dass das Ammoniak zunächst nur durch die Basalmembran in den Primärharn auf dem Filtrationswege gelangt?); später beschreibt POTTS (1965) das Ultrafiltrat sogar als schwach alkalisch, dessen Gesamtammoniakkonzentration sogar unter der des Blutes liege.



41.

160 x

Abb. 41. Die einschichtige Epithel-
lage (Ep) ist äußerst unregelmäßig
gewunden. Blutgefäße (B).

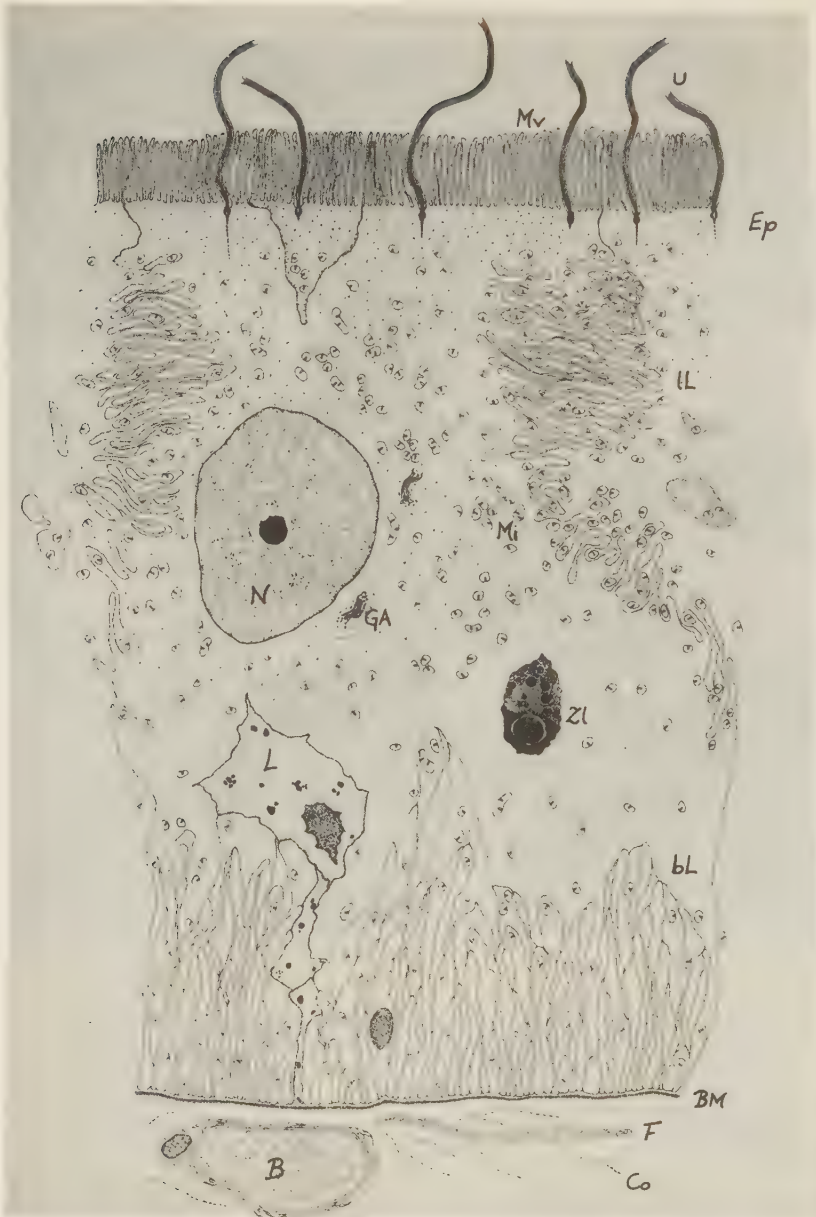


Abb. 42. Zwei Zelltypen lassen sich mit Sicherheit unterscheiden, die möglicherweise die gesamte Kiemenherztasche auskleiden: 1) Epithelzellen (Ep) und 2) Lückenzellen

(L). Mikrovilli (Mv), Undulipodien (U), Kern mit Nucleolus (N), Dictyosom (GA), Mitochondrien (Mi), Zytolsomen (Zl), laterales Labyrinth (IL), basales Labyrinth (bL), Basalmembran (BM), Fibrozyte (F), Collagen (Co), Blutgefäß (B).

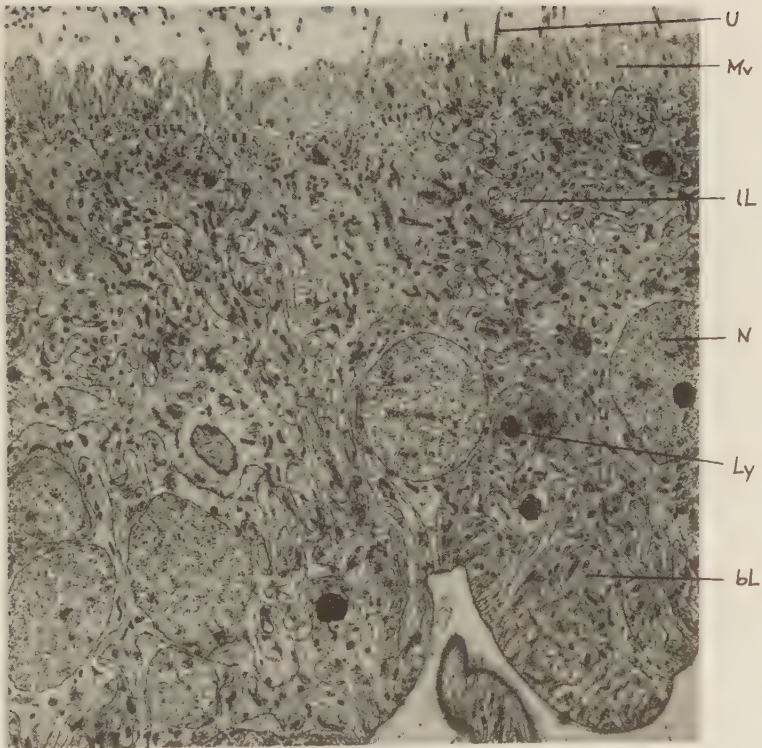


Abb 43.

2,750 x

Abb. 43. Die Epithelzellen sind zylindrisch und polar gestaltet, besitzen einen Mikrovillisaum (Mv), Undulipodien (U), ein laterales (lL) und ein basales Labyrinth (bL) Kern und Nucleolus (N), Mitochondrien (Mi), Lysosomen (Ly).

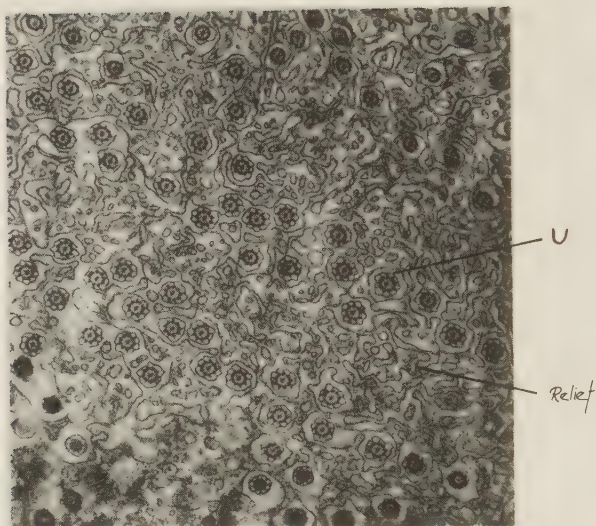


Abb. 44. 18,900x

Abb. 44. Die Undulipodien (U) scheinen in diesem Mikrovillisaum (Mv) in bandartiger Anordnung aufgereiht. Das Zytoplasma geht offenbar nicht unverzüglich in die Mikrovilli über, sondern bildet zunächst einmal ein Relief von Plasma-senkungen und -erhebungen, von denen aus die einzelnen Villi ihren Ausgang nehmen.

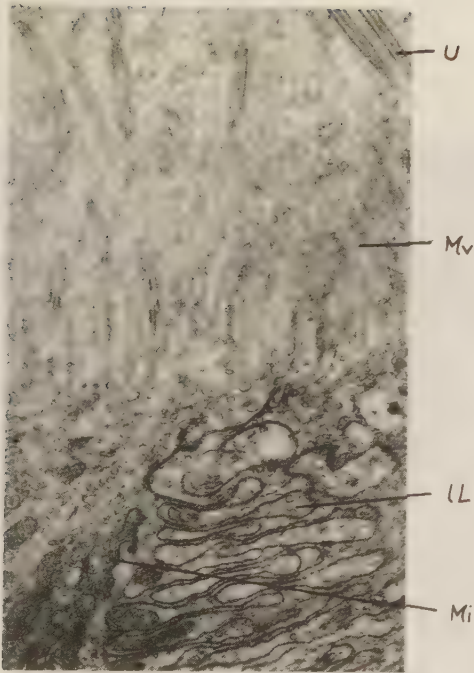


Abb. 45. 19 000x

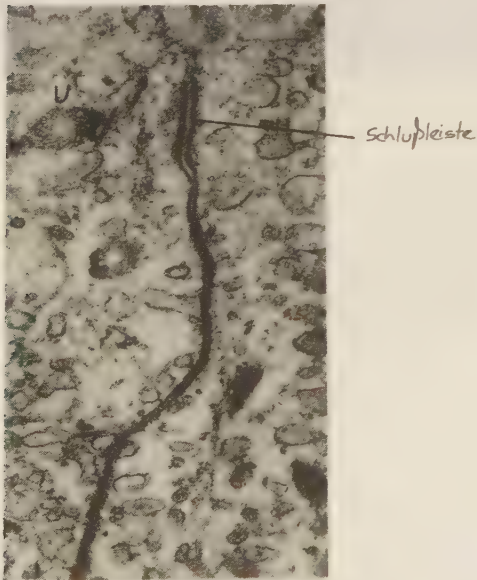
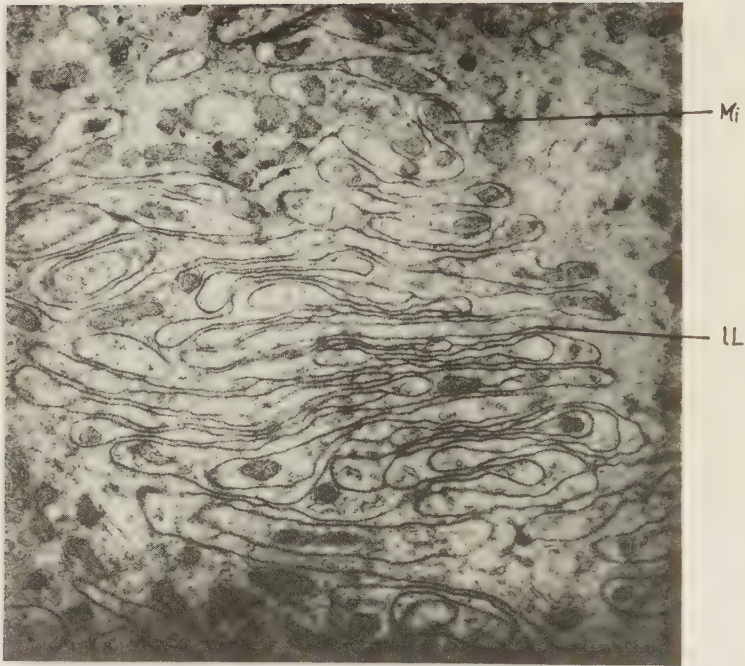


Abb. 45b. 5 000x

Abb. 45. Die Mikrovilli (Mv) verhalten sich Fixierungslösungen gegenüber im allgemeinen empfindlich; jedoch lassen die dort sichtbaren Membraneinsenkungen eine Pinozyto-

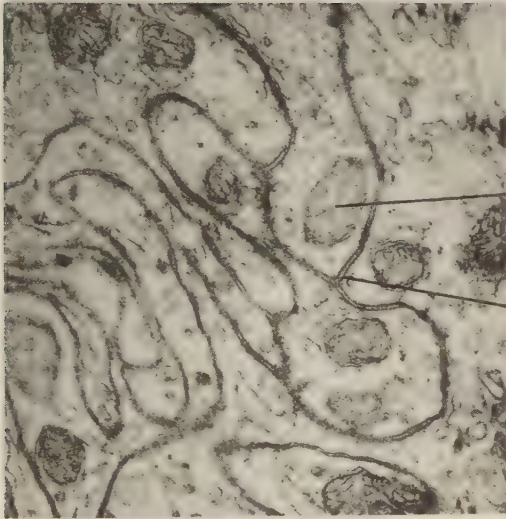
setätigkeit nicht völlig ausschließen. An den Zellgrenzen fallen verstärkte Schlußleisten auf. Undulipodien (U), Mitochondrien (Mi), laterales Labyrinth (LL).



46a.

19,000x

Abb. 46. Die seitlichen Zellverzahnungen sind unerhört verschlungen, und werden als "laterales Labyrinth" (LL) angesprochen. Ihre Interzellularen zeigen eine Querbrückenmusterung, und besitzen einen festgelegten Abstand. Mitochondrien (Mi).

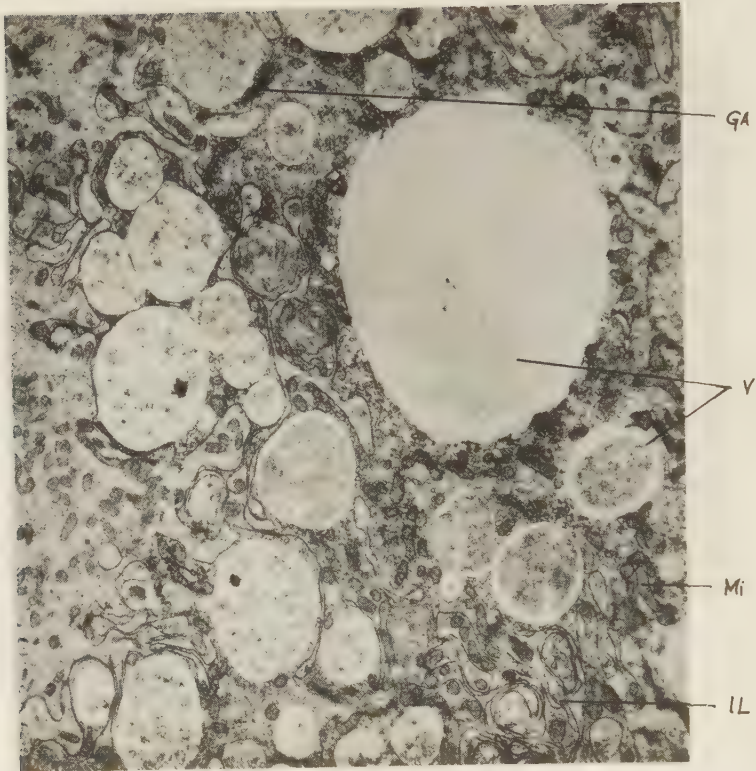


Mi

Querbrücken-
musterung
der Interzellularen

46 B.

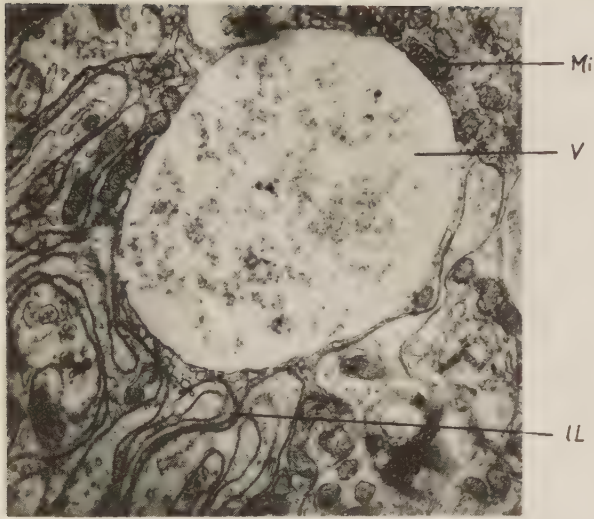
39, 200x



47a.

9,000 x

Abb. 47. In der Nachbarschaft des lateralen Labyrinths (LL) fallen große Vakuolen auf (V), welche meist einen körnigen Inhalt haben. Mitochondrien (Mi), Dictyosomen (GA) scheinen eng mit den Vakuolen verbunden.



478.

18,900 x

Bei den Vakuolen handelt es sich
jedoch nicht um Interzellularen.

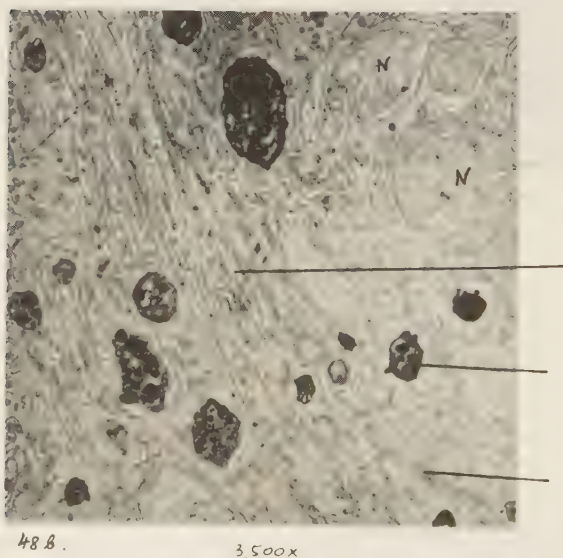
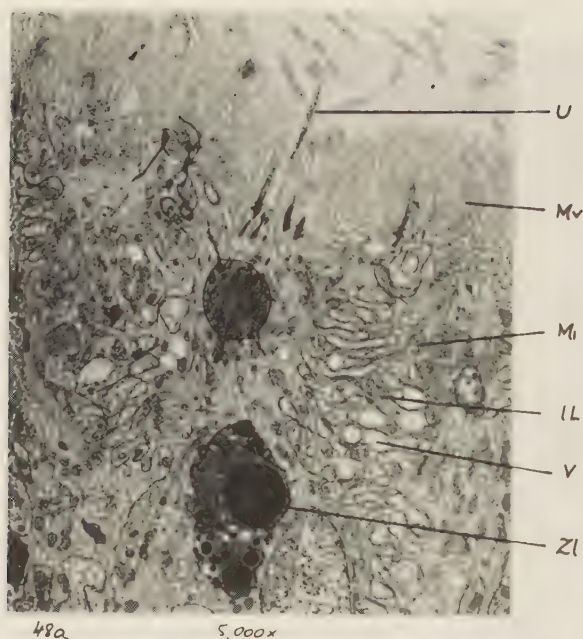
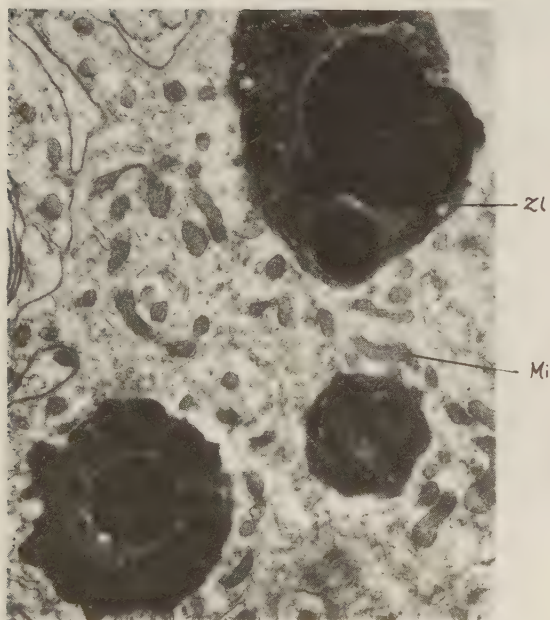


Abb. 48. In den Epithelzellen (Ep) der Kiemenherztasche kommen merkwürdige Einschlüsse vor, deren elektronenlichte Matrix mit myelinähnlichen Einlagen und elektrodichten Tropfen besetzt ist. Es könnte sich hierbei um Zytoly-

somen (Zl) handeln. Laterales Labyrinth (IL), Vakuolen (V), Kern mit Nucleolus (N), Mitochondrien (Mi).



48C.

14,500x

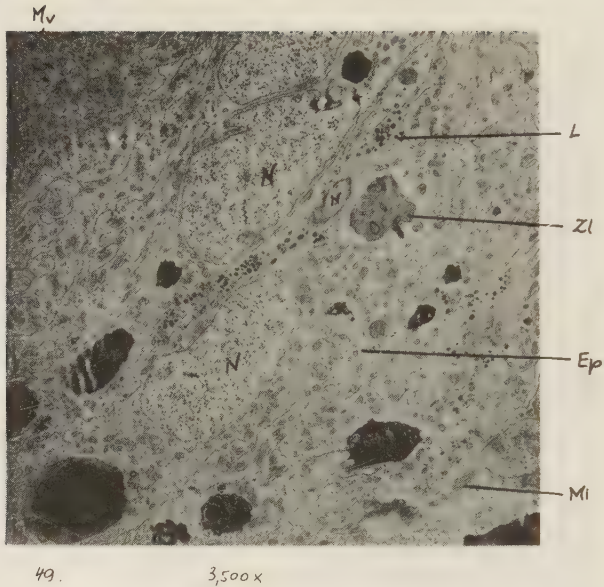
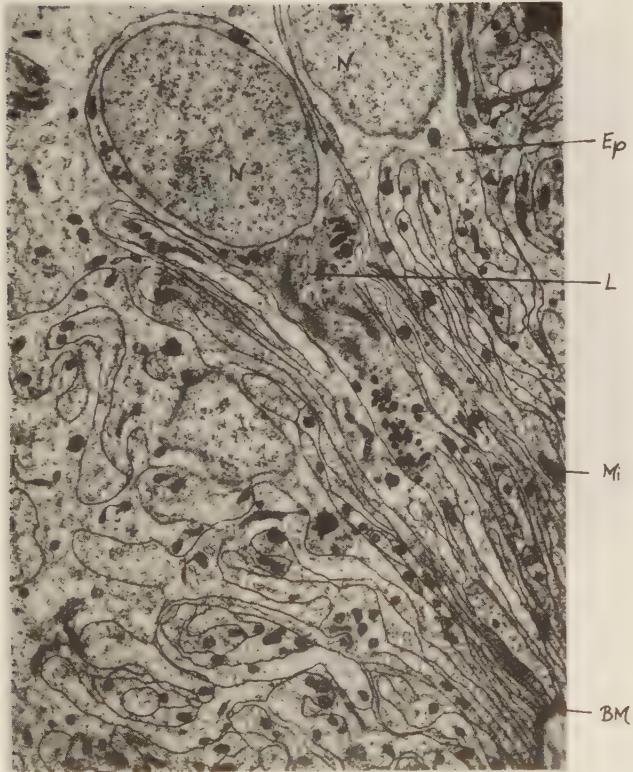


Abb. 49. Die basale Region teilen die Epithelzellen (Ep) sich mit den Lückenzellen (L). Mikrovilli (Mv), Mitochondrien (Mi), Zytolysomen (Zl), Kern (N).



50.

1,000x

Abb. 50. Die Fortsätze des Lücken-
zelltyps (L) erreichen nur die
Basalmembran (BM), stoßen jedoch
niemals apikal zum Primärharn vor.
Mitochondrien (Mi), Kern mit Nu-
cleolus (N).

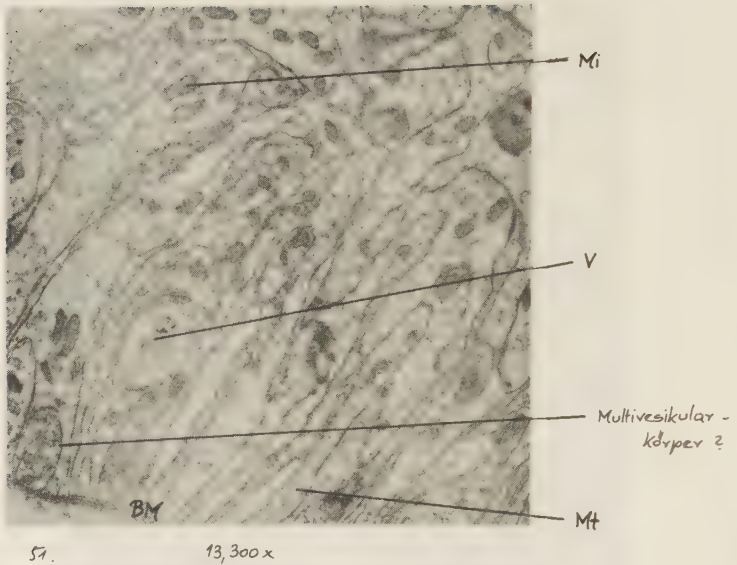
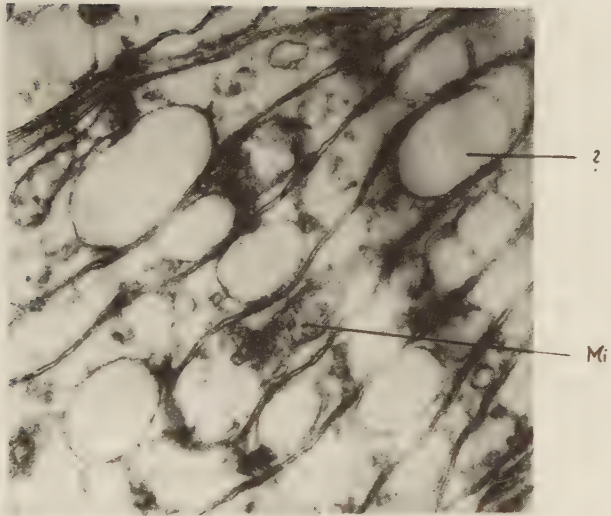


Abb. 51. Das basale Labyrinth (bL) ist mit seinen breiten Plasmafortsätzen wesentlich aufgelockerter als das laterale (lL). Mitochondrien (Mi), Mikrotubuli (Mt), Einschlüsse (V).



52

39,200x

Abb. 52. Auf manchen Schnitten sind die basalen Plasmafortsätze erstaunlich elektronenlicht und leer; auch liegen darin längliche Vakuolen (V), bei denen es sich um Artefakte handeln könnte.

IV. DIE VENENANHÄNGE

Das Epithel der Venenanhänge ist dem der Kiemenherztaschen sehr ähnlich. Nach GROBBEN (1884) stellen die Venenanhänge zusammen mit der sie umschliessenden Harnkammer nur einen Teil des gesamten Exkretionssystem dar. Er beschreibt die "Nieren" von Octopoden als "paarige Säcke", die an keiner Stelle miteinander in Verbindung stehen, ein wenig asymmetrisch entwickelt seien, was sich auch auf die Lage der Ureterpapillen übertrage. Jeder Harnsack wird von verschiedenen Venen (im Falle der Octopoden: von der rechten oder linken Hohlvene, Vena cava anterior und der jeweils in diese einmündenden Abdominalvene) auf ihrem Weg zum Kiemenherzen durchzogen, welche mit keulenförmigen Zotten besetzt sind, den sogenannten Venenanhängen.

Von SOLGER (1881) und KOWALEWSKY (1889) werden die Venenanhänge wegen ihrer Fähigkeit, Indigokarmin in ihren Zellen abzulagern, den Harnkanälchen der Wirbeltierrnieren gleichgesetzt (aus GRIMPE, 1913).

GROBBEN (1884) umreißt die Venenanhänge, von denen hier ausschliesslich die Rede sein soll, als Verzweigungen der vom Harnsack eingefassten Venenabschnitte. Dabei handele es sich um ein einschichtiges Epithel von zylindrischen bis kubischen Zellen, mit einer verschieden ausgeprägten basalen Plasmastreifung und einer in die Harnflüssigkeit hineinreichenden Stäbchenkutikula. In Kernnähe werden stark lichtbrechende, wie Fett aussehende Tröpfchen beobachtet. Auch beschreibt er in Verbindung mit den Venenanhängen kräftige Muskelbündel.

Meine eigenen lichtmikroskopischen Beobachtungen stammen von

Eledone cirrosa. Die Schnittbilder zeigen hier stets einschichtige, äusserst gewundene Epithelien (Abb. 53.). An manchen Stellen gewinnt man den Eindruck, als handle es sich bei dem einzelnen Venenanhang um einen Zylinder, der eine Vielzahl von fingerartigen Einzelausstülpungen in alle Richtungen aussendet. Die Zellen sind polar gestaltet, d.h. sie schliessen apikal mit einem Bürstensaum ab, der oftmals ein gutes Viertel der gesamten Zelllänge auszumachen scheint. Er wird von der Exkretionsflüssigkeit umspült. An seiner Oberfläche sieht man häufig Dicyemiden angeschnitten (Abb. 54.), Parasiten, die bisher nur von Cephalopoden bekannt sind. In den Zellen selbst ist eine gewisse Plasmastreifung in apikalbasaler Richtung sichtbar, wobei der Basalteil meist sackartig aufgebläht erscheint. Als einziges Organell treten die Zellkerne durch Anfärbbarkeit und Grösse besonders hervor. Häufig sind zusätzliche Strukturen der gleichen Anfärbbarkeit zu finden, welche die Grösse der Kerne weit übersteigen und Untergliederungen aufweisen. Zum Blut hin sind Muskelzüge vertreten (Abb. 55.), welche sich allerdings mehr auf den "Zylinder", weniger auf die fingerartigen Ausstülpungen eines Venenanhangs erstrecken. In der Nachbarschaft von grösseren, kanalartigen Erweiterungen nimmt die Muskulatur stark zu; vermutlich handelt es sich hier um die Venen selbst. An solchen Muskelrändern kann mitunter ein Niederschlag beobachtet werden, welcher sicherlich von Hämolymphe gebildet wird. Sehr deutlich können Zellen (Amöbozyten) innerhalb der Epithelfältelung nachgewiesen werden.

Die von mir an den Venenanhängen vorgefundenen lichtmikroskopischen Verhältnisse decken sich völlig mit dem von SCHIPP und SCHÄFER (1971; Abb. 1a,b) und SCHIPP et al., (1971; Abb. 2a,b) für das als im Kiemenherzanhang vorkommend

beschriebene "zentrale Drüsenepithel". Ein solches Gewebe habe ich durchweg nur in den Venenanhängen wahrgenommen, nicht aber in der Pericardialdrüse. Für einen derartigen Unterschied in der Struktur von Sepia und Octopus fehlt einstweilen noch die Erklärung.

Bei elektronenmikroskopischer Betrachtung fällt die Übereinstimmung des Venenanhangsepithels (Abb. 56a, b.) mit dem Cölomepithel ins Auge: es ist aus zwei Zelltypen aufgebaut, nämlich den Epithelzellen und den Lückenzellen, die denen des Renopericardialkanals im grossen und ganzen gleichen, und für ihre andersartige Umgebung lediglich eine gewisse Modifizierung erfahren haben. Die das Bild beherrschenden Epithelzellen sind unerhört kompliziert gebaut, halb so breit wie hoch (Breite zwischen $\sim 5\mu$ und $\sim 45\mu$, Länge zwischen $\sim 10\mu$ und $\sim 85\mu$) und von äusserst unregelmässiger Gestalt. Der Bau dieser polaren Zellen lässt sich grob in drei Bereiche teilen: 1) einen sehr mitochondrienreichen Apikalteil, der mit einem Mikrovillisaum abschliesst, 2) einen mittleren Zytoplasmaabschnitt, welcher die Mehrzahl der Organellen trägt, wie Kern, Dictyosomen und verschiedenartige Zytoplasmakörper, und der ausserdem die seitlich miteinander verzahnten Zellgrenzen aufweist, und 3) schliesslich ein sehr ausgeprägtes mitochondrienreiches basales Labyrinth.

Apikalregion

Die Epithelzellen reichen mit ihrer apikalen Oberfläche frei in die exkretorische Flüssigkeit hinein, sind mit einem dichten Mikrovillisaum ausgestattet, und zeigen Schlussleisten (FARQUHAR und PALADE, 1963) (Abb. 56 b.). Auffallend ist die unterschiedliche Länge der einzelnen Villi (Abb. 57.),

welche von mir mit $\sim 0,5\mu$ bis zu $\sim 5\mu$ gemessen werden. Filamente im Inneren dieser Villi sowie eine äussere Mucopolysaccharidhülle ("surface coat", FAWCETT, 1965; ITO, 1965; DORFMANN, 1963) sind gut erkenntlich. Oftmals stehen die Mikrovilli jedoch lückenhaft und sind in einer Weise verformt (Abb. 58a.), wie sie als Osmiumartefakt beschrieben worden ist (MAUNSBACH, 1966). Ausserdem werden die Mikrovilli durch ein "filamentöses Schlussnetz" ("terminal web") deutlich vom Zytoplasma getrennt, in dessen enger Nachbarschaft Mitochondrien in grosser Zahl auftreten.

Mittlere Zytoplasmazone

Ungefähr 10μ unterhalb des "filamentösen Schlussnetzes" lässt der Mitochondrienreichtum nach (Abb. 56 b.); hier wird endoplasmatisches Retikulum deutlich sichtbar, auch treten Dictyosomen auf. Der $\sim 10-15\mu$ grosse Kern besitzt ein bis zwei gut sichtbare Nucleoli, welche stets von einem chromatinarmen "Hof" umgeben sind. Das Grundplasma erscheint hier meist recht aufgelockert; jedoch ist auch eine strenge Längsstrukturierung durch fibrille Elemente möglich. Auf diesen Zellabschnitt entfallen auch recht auffallende myelinähnliche Wirbel (Abb. 58a.), welche $\sim 0,5\mu$ bis $\sim 3,5\mu$ messen können und oftmals von einer Membran locker umgeben sind; man hat es hier sicherlich mit Lysosomen zu tun (DAVID, 1970). Eine derartige Vakuole kann sich offenbar bis auf $\sim 8\mu$ ausdehnen und eine ganze Anzahl solcher myelinähnlicher Wirbel enthalten. Auch im Apikalbereich können Wirbel in grosser Häufigkeit auftreten (Abb. 58b, c.), wo sie möglicherweise aus degenerierenden Mitochondrien hervorgegangen sind (DAVID, 1970).

Auf mittlerer Zellhöhe sind auch ziemlich unregelmässig verzahnte seitliche Zellgrenzen zu beobachten (Abb. 56a, b; 59.).

Es ist erstaunlich, wie tief die einzelnen Fortsätze in den

Nachbarzellkörper vorstossen; und solch ein Bereich kann insgesamt $\sim 10\mu$ bis $\sim 30\mu$ der Zellbreite einnehmen. Jedoch ist diese seitliche Verzahnung schwach ausgeprägt im Vergleich zu den Cölomzellen. Oftmals erscheint das Zytoplasma benachbarter Zellen unterschiedlich elektronendicht zu sein (Abb. 59.). Es könnte sich hierbei um Fixierungsartefakte handeln. KOMNICK (1963a,b) deutet ein ähnliches Erscheinungsbild an Salzdrüsenzellen als einen Zustand unterschiedlicher Zellaktivität, bzw. -ruhe.

Basales Labyrinth

Das untere Drittel (bzw. Viertel) der gesamten Zellhöhe wird vom basalen Labyrinth eingenommen (Abb. 56a, b.), welches der den Blutraum abschliessenden Basalmembran aufsitzt. Die Zytoplasma-areale sind vielfach angeschwollen und prall mit Mitochondrien gefüllt (in einer Schnittserie können bis zu 50 dieser Organellen in einer Aussackung gezählt werden) (Abb. 60a - d.). Zur Basalmembran hin verjüngen sich die einzelnen Faltenfortsätze, oftmals in einer solchen Masse, dass sie die einfassenden Membranen streckenweise eng nebeneinander herlaufen ("Membranbündel"), um schliesslich $\sim 1\mu$ über der Basalmembran wieder etwas auseinander zu weichen (Abb. 61a,b.), und in eine komplizierte Anordnung von $\sim 700\text{\AA}$ bis $\sim 3000\text{\AA}$ starker Plasmastränge überzugehen (Abb. 62a,b.), die eine Art "Verflechtung" darzustellen scheinen (vergleiche dazu auch WESSING, 1967). Auch in diesem basalen Zellbereich lassen sich Zytoplasmaregionen unterschiedlicher Elektronendichte gut erkennen; es wäre daher vorstellbar, dass es sich bei dieser Anordnung um Zytoplasmaanschnitte mehrerer Zellen handelt (Abb. 60c,d.).

Auf der Höhe des Labyrinthbereiches der Epithelzellen ist ein zweiter Zelltyp anzutreffen, welcher der Basalmembran aufsitzt und bis hinauf zur Zellmitte der Venenanhänge beobachtet werden kann, jedoch nie zum Mikrovillisaum vorstösst (Abb. 56a, b.). Er zeichnet sich durch drei Eigenschaften aus, welche ihn von den Zellen der Venenanhänge unterscheiden:

1) durch die bizarre Gestalt, 2) durch den Besitz von osmophilen Granula und 3) am auffälligsten durch die Fähigkeit zur Bildung und Einfassung eines Lückensystems (Abb. 63a - d.). Er wird daher mit dem Namen "Lückenzelle", = lakunenbildende Zelle, belegt. Die Gestalt ist äusserst schmal und langgestreckt, und wo diese Zellen nicht gerade eine Interzellulare umfassen, erscheint ihr Verlauf regellos und zufällig, wie das Ausnützen des dargebotenen Raumes. So zeigt ein Anschnitt einen solchen Ausläufer von über $\sim 25\mu$ und von einer Breite zwischen $\sim 0,15-2,0\mu$, welcher einen $\sim 6\mu$ langen Plasmafortsatz der Breite $\sim 800\text{\AA}$ zur Basalmembran entsendet (Abb. 64a.). Den grössten Umfang erreichen diese Zellen im Kernbereich, wobei der Hauptteil auf den Kern entfällt (Abb. 63d.). Dieser ist meist oval, mitunter gebogen oder polygonal, wird mit $\sim 5-6,5\mu$ gemessen, und von einer zwischen $\sim 0,15-2,0\mu$ weiten Zytoplasmahülle umgeben.

Das durchschnittlich recht elektronendichte Zytoplasma zeichnet sich durch seinen Gehalt an membrangebundenen osmophilen Granula aus, welche zwischen $\sim 750\text{\AA}$ und $\sim 5000\text{\AA}$ gross sind. Daneben kommen aber auch Grana bis zu $\sim 3\mu$ vor, deren Inhalt körnig erscheint (Abb. 65.). Darüber hinaus werden Vakuolen angetroffen, deren Einschlüsse sehr verschieden strukturiert sind und deren Durchmesser von $\sim 0,5\mu$ bis $\sim 20\mu$ reicht; sie zeigen streng parallel verlaufende Ordnungsmuster, neben stellenweiser Auflockerung, oder myelinartigen Strukturen, auch sind dort ausgedehnte elektronenlichte Zonen zu finden; bei diesen Erscheinungsbildern wird es sich wohl um Zytolsomen handeln (DAVID, 1970).

Die Lückenzen sind durchweg organellenarm; gelegentlich werden allerdings Dictyosomen, endoplasmatisches Retikulum oder Mitochondrien (vom Durchmesser $\sim 0,7\mu$) beobachtet.

Die am stärksten ins Auge fallende Eigenschaft der Lückenzen ist die Fähigkeit zur Bildung von grossen Interzellularen (Abb. 56b; 63c; 65.), d.h. $\sim 2,6\mu$ bis $\sim 10\mu$. Das bedeutet, die Interzellularräume betragen ein Vielfaches des sie einfassenden $\sim 700\text{\AA}$ bis $\sim 0,4\mu$ breiten Zytoplasmas. Offenbar treten die Lückenzen stets in Gruppen auf und bilden dann eine ganze Anzahl von Interzellularen.

Man trifft jedoch auch auf Anschnitte, die nur eine einzige Lückenzen zeigen, deren Zelleib eine grosse Vakuole zu umschliessen scheint (Abb. 63a - c.); hierbei könnte es sich in Wirklichkeit um eine Interzelluläre handeln, die von der Zelle becherförmig umgeben ist. Einige Interzellularen können bis in unmittelbare Nähe ($\sim 1\mu$) der Basalmembran verfolgt werden.

Lumen

Das Epithel der Venenanhänge wird durch eine Basalmembran kontinuierlich vom Blutraum abgeschlossen, welcher die Endothelzellen, Muskelzellen mit Nervenzellen, Amöbozyten und das Hämocyanin enthält (Abb. 66a, b.).

Nach BRUCHHAUSEN und MERKER (1967) stellt die Basalmembran in endothellosen Kapillarabschnitten das eigentliche Filter für Stoffe mit höherem Molekulargewicht dar. In der Basalmembran werden auch Collagenfibrillen beobachtet (Abb. 64b.) (SCHMITT et al., 1942; GRAY, 1968). Was schon BARBER und GRAZIADEI (1965) für die peripheren Blutkapillaren von Octopoden berichten, gilt auch für die die Harnsäcke durchziehenden Venen und deren Anhänge: Endothelzellen liegen der Basalmembran nur sehr zerstreut auf (Abb. 66b, 62a.), und sind auch hier,

wie in allen bisher besprochenen Exkretionsabschnitten äußerst organellen-arm. Ebenfalls leicht erkenntlich sind die Muskelzellen, besonders an ihren Filamenten (ZEBE, 1966/67) und dem Mitochondrienreichtum (Abb. 66a,b.). Ihre Gestalt ist unregelmässig und oftmals etwas gequollen, wie das schon im Kiemenherzanhang beobachtet werden kann und bis zu $\sim 30\mu$. In engem Verband mit den Muskelzellen treten Nervenfasern auf (GRAZIADEI, 1966), welche teilweise Vesikel enthalten, die wie neurosekretorische Bläschen aussehen. Weiterhin werden im Lumen Amöbozyten (FLEMMING, 1878) angetroffen (Abb. 66a.), mit den ihnen eigenen Granula und Einschlüssen (siehe auch RUDELL, 1969; STANG-VOSS, 1970). Das nicht an Zellen gebundene, oxygentragende Blutprotein Hämocyanin (FREDERICQ, 1878) stimmt auch in den Venenanhängen mit den von BARBER und GRAZIADEI (1965) gewonnenen Befunden überein (Abb. 62a.). Im einzelnen ist für das Cephalopodenhämocyanin die Struktur (Van BRUGGEN et al., 1962), das Molekulargewicht (SVEDBERG und ERIKSSON, 1932b) sowie Wirkungsgrad (es zeigt von allen untersuchten Hämocyaninen die höchste Fähigkeit zur Oxygenbindung, d.h. 9,02% des Blutvolumens; (WINTERSTEIN, 1909; BARBER und GRAZIADEI, 1965) gut bekannt.

Diskussion

Als erster hat MAYER (1835, aus v. FÜRTH, 1900) die Venenanhänge in ihrer physiologischen Bedeutung richtig erkannt. STROHL (1924) bezeichnet sie in seiner Abhandlung über die Exkretionsorgane von Cephalopoden als den "drüsigen Teil der Nephridienwand" im Gegensatz zum übrigen Harnsackepithel. Ihre einzelnen Zellen zeichnen sich ganz allgemein aus durch basale und apikale Membraneinfaltungen, d.h. durch einen Mikrovillisaum sowie ein

basales Labyrinth, wie man sie bei den typischen "Tubuluszellen" antrifft; so zum Beispiel bei Arthropoden an den proximalen Tubuluszellen (Labyrinth) der Antennendrüse von Krebsen SCHMIDT-NIELSEN et al., 1968), an den proximalen Tubuluszellen der Coxaldrüsen von Spinnentieren (GROEPLER, 1969) und schliesslich bei den Insekten an den proximalen Tubuluszellen der Labialniere (ALTNER, 1968; HAUPT, 1969b), den proximalen Tubuluszellen der Maxillarnephridien (HAUPT, 1969a) und den MALPIGHIgefässen (WESSING, 1965; BERRIDGE und OSCHMAN, 1969, mit einer sehr ausführlichen Zitatliste). Aus dem reichen Schrifttum über das proximale Tubuluskonvolut des Säugernephrons seien hier nur einige wichtige Arbeiten herausgegriffen (SJÖSTRAND und RHODIN, 1953; PEASE, 1956; ROBERTS und SCHMIDT-NIELSEN, 1966; OSWALDO und LATTA, 1966). GRASZYNSKI (1963) hat in seine Zusammenstellung dieses entsprechenden Zelltyps neben der Salzdrüse von Meeresvögeln auch die nicht-exkretorischen Gewebe, wie Auge, Gehirn, Speicheldrüse und Ohr beim Säuger sowie Kiemenepithel von Fischen, Darmepithelien von Insekten, Muscheln und Fadenwürmern und zuletzt Kalkdrüsen von Anneliden mitaufgenommen. Befunde neuerer Arbeiten lassen annehmen, dass dieser Zelltyp auch in den Exkretionsorganen von Mollusken allgemein vertreten ist. Über den genauen Ort herrschen noch Widersprüche. BOUILLON (1960) und BONGA und BOER (1969) beschreiben ihn im Ausleitungskanal von pulmonaten Gastropodennieren. In Cephalopoden ist er nach Aussage von SCHIPP und SCHÄFER (1971) und SCHIPP et al. (1971) bei Sepia unter dem Namen "zentrale Drüsenepithelzelle" in der Pericardialdrüse zu finden (über die Venenanhänge von Sepia liegen

noch keine Ergebnisse vor), während er bei Octopus nur an den Venenanhängen wahrgenommen werden kann.

Wie die übrigen Tubuluszellen, so stehen auch die Zellen der Venenanhänge mit der Exkretionsflüssigkeit in direkter Berührung und werden vom Blut durch eine Basalmembran getrennt. Ihre apikalen wie basalen Zelleinfaltungen sind sehr ausgeprägt, was auf einen intensiven Stoffaustausch hindeutet (DIAMOND und BOSSERT, 1967; BERRIDGE und OSCHMAN, 1969), aber nichts über dessen Richtung aussagt (WESSING, 1965). MAN et al. (1969) berichten von Befunden, nach denen Lactat-resorbierende Tubuluszellen bei veränderten Konzentrationsverhältnissen Lactatsekretion ausüben sollen.

Da sind zunächst einmal die Mikrovilli von $\sim 5\mu$ Länge, die somit als die grössten apikalen Oberflächendifferenzierungen unter den exkretorischen Epithelien von Octopus angesehen werden müssen. Mikrovilli werden nach DALTON et al. (1951), FAWCETT (1962) und KOMNICK und WOHLFARTH-BOTTERMANN (1964) vor allem mit aktiven Resorptionsvorgängen in Zusammenhang gebracht. Wie bei den Podozyten von Wirbeltieren (ERICSSON, 1964) und Krebstieren (KIRSCHNER und WAGNER, 1965), so wird auch den Tubuluszellen die Fähigkeit der Eiweisrückresorption zugeschrieben (OLIVER, 1948; OLIVER et al., 1954; MAUNSBACH, 1966), aber auch von NaCl und Wasser (ROBERTS und SCHMIDT-NIELSEN, 1966; KEYNES, 1969). Möglicherweise lässt sich an dieser Stelle auch die Speichertätigkeit erklären, die von früheren Autoren immer wieder erwähnt wird (bei Cephalopoden: von SOLGER, 1881; KOWALEWSKY, 1889; CUÉNOT, 1892; bei Nacktschnecken: von COHNHEIM, 1912; bei Wirbeltierharnkanälchen: von HEIDENHAIN, 1874). Demzufolge führt die Fähigkeit der Venenanhangszellen, einen ganz bestimmten Farbstoff zeitweilig zu speichern,

zur Bezeichnung Indigo-"athrozyten" (Ausdruck von BURIAN, aus STROHL, 1924), im Gegensatz zu den "Karmin-athrozyten" (als welche die Podocyten der Pericardialdrüse und die Rhogozyten in Kiemenherz und Bindegewebe von Mollusken verstanden werden). POTTS (1967) schlägt als Möglichkeiten Phagozytose oder aktiven Transport vor; BUCHHOLZ et al. (1971) zeigen Phagozytose auf.

Aber auch die dichten basalen Einfaltungen (vergleiche dazu die proximalen Tubuluszellen von Myriapoden, HAUPT, 1969a) mit ihren "Verflechtungen" von Plasmasträngen gehen über das übliche Mass der Oberflächenvergrösserung hinaus.

Das basale Labyrinth bei Zellen der Salzdrüse wird für Vorgänge der aktiven Sekretion verantwortlich gemacht (KOMNICK, 1965), und ganz allgemein für einen ausgeprägten Stoffwechseltransport (DIAMOND und BOSSERT, 1967; BERRIDGE und OSCHMAN, 1969; KEYNES, 1969). Über Octopus liegen nun eine Reihe von Arbeiten vor (MARTIN, 1957; POTTS, 1963; HARRISON und MARTIN, 1965; MARTIN und HARRISON, 1966), die eine aktive Sekretion bei Venenanhängen mit Hilfe von Harnstoff, para-Aminohippursäure und Phenolsulphonphthalein (Phenolrot) nachweisen. Hinzu kommt ein reichliches basales wie auch apikales Chondriom. Von SITTE (1965) werden die Beziehungen zwischen Zellarchitektur und den daran ablaufenden physiologischen Vorgängen folgendermassen formuliert: "... der Stoffaustausch in den verschiedenen Nierenbereichen hängt weitgehend von den Mitochondrien als Energietransformatoren, den lipidischen Zellmembranen als Diffusionsbarrieren und Orten aktiver Transportprozesse und schliesslich von der räumlichen Anordnung dieser Elemente zueinander ab ..." (siehe auch

RUSKA et al., 1957). Dem das ATP-bildenden reichen Mitochondriensatz nach zu urteilen, müssen sich an den Zellen der Venenanhänge die vom gesamten Exkretionssystem intensivsten Stoffwechsel- und Transportvorgänge abwickeln. Das energieliefernde ATP wird an den Orten, an denen sich aktive Prozesse abspielen, enzymatisch abgebaut, d.h. nach den Befunden von ASHWORTH et al. (1963, an Ratten) spielt sich die ATPasetätigkeit an den Membranen der Mikrovilli und des basalen Labyrinths ab. Über Enzymaktivitäten an den Venenanhängen von Octopus liegt lediglich ein Bericht von POTTS (1965) vor, in welchem eine beträchtliche Glutaminaseaktivität beschrieben wird, die bei der Ammoniakbildung eine Rolle spielt (ähnliche Verhältnisse liegen auch beim Nephron vor, OLIVER, 1948).

Über die Art, wie sich solch ein Stoffaustausch abwickeln könnte, liegt eine Fülle von Arbeiten vor, seit der Erkenntnis von PEASE (1955, 1956) und FAWCETT (1962), dass alle mit dem Flüssigkeitstransport zusammenhängenden Zellen über mehr oder weniger ausgeprägte Membraneinfaltungen verfügen; diese Einfaltungszonen können als eine Vielzahl von Kanälchen verstanden werden (mit jeweils einem blindgeschlossenen, bzw. einem offenen Ende), die ein Transportgeschehen überhaupt erst möglich machen. Nach der Hypothese einiger Autoren (DIAMOND und BOSSERT, 1967; BERIDGE und OSCHMAN, 1969) dringt nun NaCl in Ionenform aktiv in das blind-geschlossene Kanalende ein, wobei letzteres seiner Umgebung gegenüber hypertonisch wird. Diese Substrationen ziehen auf ihrem Wege zum offenen Ende des Kanälchens Wasser passiv nach sich, bis schliesslich Isotonie erreicht ist (KEYNES, 1969). Die besondere Architektur solch eines blind geschlossenen Kanalendes dient der Aufrechterhaltung eines Konzentrationsunterschiedes, d.h. jede dieser

Membranfalten bzw. -zotten besitzt einen "stehenden osmotischen Gradienten", welcher den ständigen Fluss von Wasser und Substrat in einer bevorzugten (vorgegebenen) Richtung gewährleistet ("standing gradient flow system", KEYNES, 1969, p 206).

Verschiedentlich haben Autoren einen apikalen Plasma-austritt zwischen den Mikrovilli von Tubuluszellen beschrieben. SCHIPP und SCHÄFER (1971), SCHIPP et al. (1971) und GROEPLER (1969) haben ihn als Zeichen apokriner Sekretion in Betracht gezogen. An anderen Stellen wird jedoch ein solches Erscheinungsbild bei den hoch empfindlichen Tubuluszellen vorwiegend auf Fixierungsschäden zurückgeführt (SJÖSTRAND, 1953; TISHER et al., 1966; MAUNSBACH, 1966; TYSON, 1968). Ich vermute, dass die Aufnahmen, die wie apokrine Sekretion aussehen, auch bei meinem Material auf ungenügende Fixierung zurückzuführen sind.

Die Lückenzellen werden in den Venenanhängen stets in Gruppen angetroffen, mit nur gelegentlichen Ausläufern zur Basalmembran. Die von ihnen gebildeten Interzellularen, bzw. die etwaigen Kanälchen, werden ausschliesslich von Lückenzenellen eingefasst. Es liegt eine gewisse Ähnlichkeit mit den Kanälchen im äusseren Teil des Epithelgewebes der Kiemenherzanhänge vor (Abschnitt II). Manchmal erscheinen die Lückenzellen Amöbozyten täuschend ähnlich. An Gastropoden liegen Beobachtungen vor, die als Amöbozyten im Zusammenhang mit Nephridialzellen gedeutet worden sind: so berichten KRAHELKA (1910) und PRENANT (aus STROHL, 1924) von in die Nephridialzellen eingewanderten Amöbozyten, und BONGA und BOER (1969) von zwischen Nephrozyten gelegenen Amöbozyten. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass es

sich bei den als Amöbozyten aufgefassten Zellen tatsächlich um eine Art Lückenzone handelt, besonders da sie doch im Zusammenhang mit dem exkretorischen Epithel aufzutreten scheint. (Die Exkretionsorgane von Schnecken und Muscheln sind elektronenmikroskopisch bis jetzt nur wenig untersucht).

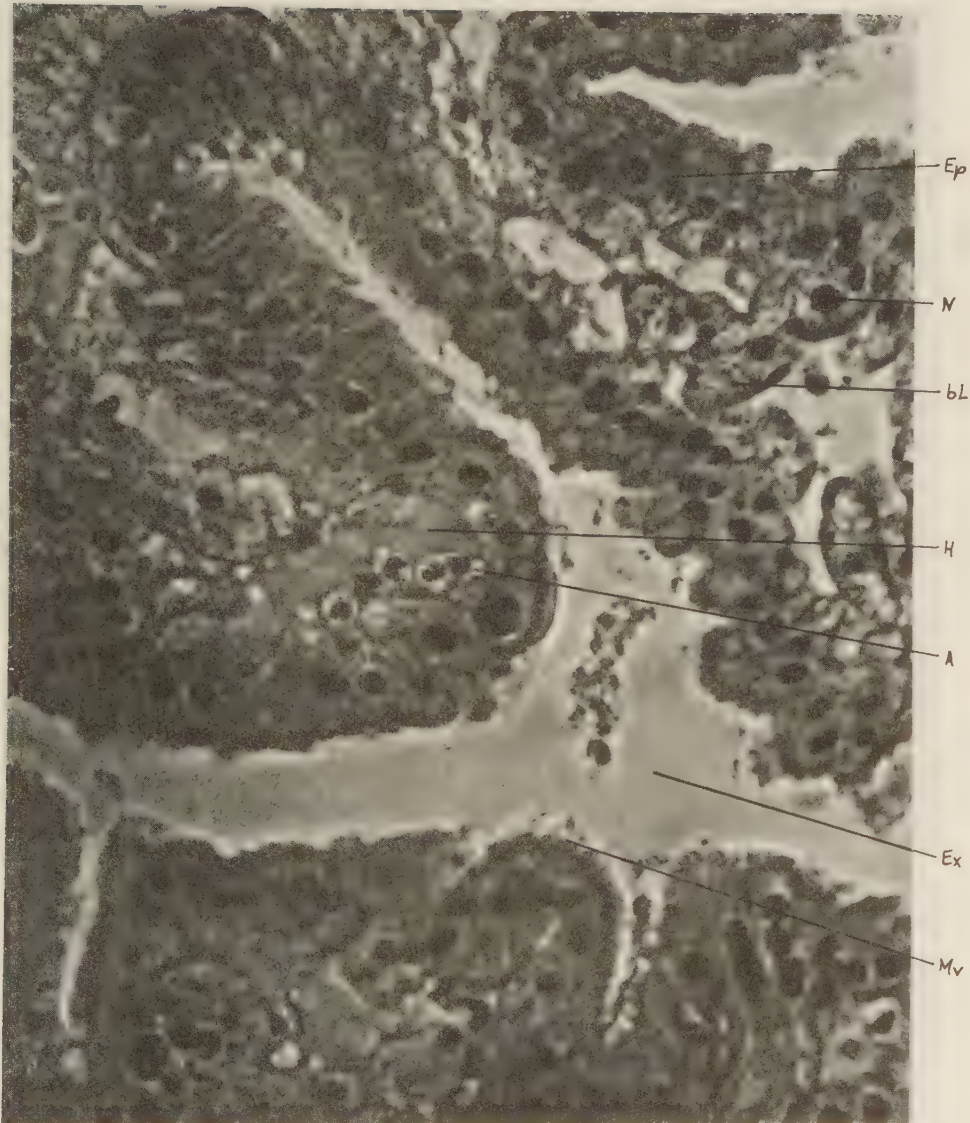
Abschliessend sei noch auf den Inhalt der Harnsäcke eingegangen: MAYER-RATHERY (1907) haben die osmotische Konzentration des Octopusblutes, der Harnflüssigkeit und des Meerwassers als gleichgross nachgewiesen. Die einzelnen Ionenkonzentrationen der Hämolymphe weichen jedoch sehr wohl von denen des Aussenmediums ab. Die verschiedenen Meerestiere haben daher in unterschiedlich hohem Grade einen Mechanismus der Ionenregulation entwickelt, der sich bei den cephalopoden Mollusken und decapoden Crustaceen auf jede einzelne Ionenart ausdehnt (ROBERTSON, 1964; MALUF, 1939, am Flusskrebs).

Im Harn selbst sind Ammoniak (v. FÜRTH, 1900), Hypoxanthin (v. FÜRTH, 1903), Eiweiss (FREDERICQ, 1878; LINDEMANN, 1900; v. FÜRTH, 1903), Harnsäurekonkremente (v. FÜRTH, 1903), deren Gerüste aus kohlensaurem Kalk und Kieselsverbindungen bestehen (HARLESS, 1847), Guanin- und Xantin-konkremente (FREDERICQ, 1878) und sogar Amöbozyten (MEYER, 1906) gefunden worden. Letzteres stimmt überein mit Befunden von BONGA und BOER (1969), welche von zahlreichen Amöbozyten im Harnsack von Gastropoden berichten.

In neuerer Zeit haben EMANUEL und MARTIN (1956) an Octopus honkongensis HOYLE die folgenden zwölf anorganischen Substanzen, wie Ammonium, Calcium, Magnesium, Kalium,

Natrium, Zink, Arsenat, Bromid, Chlorid, Fluorid, Phosphat und Sulphat festgestellt. Weiterhin haben sich EMANUEL (1957a,b,c) auch um die Aufschlüsselung der im Urin vorkommenden organischen Substanzen bemüht. Er unterscheidet 45 verschiedene Substanzen, die er allgemein äther-, aceton- und methanol-löslichen Fraktionen zuordnet. Einige dieser in der alkohol- und aceton-löslichen Fraktion enthaltenen Substanzen kann er als die Hydrochloride von Guanin, Hypoxanthin und Tyramin, bzw. als das Chlorid von Glycin-betain aufklären. Einen anderen Teil der acetonlöslichen Fraktion bezeichnet er als "Dicyemin".

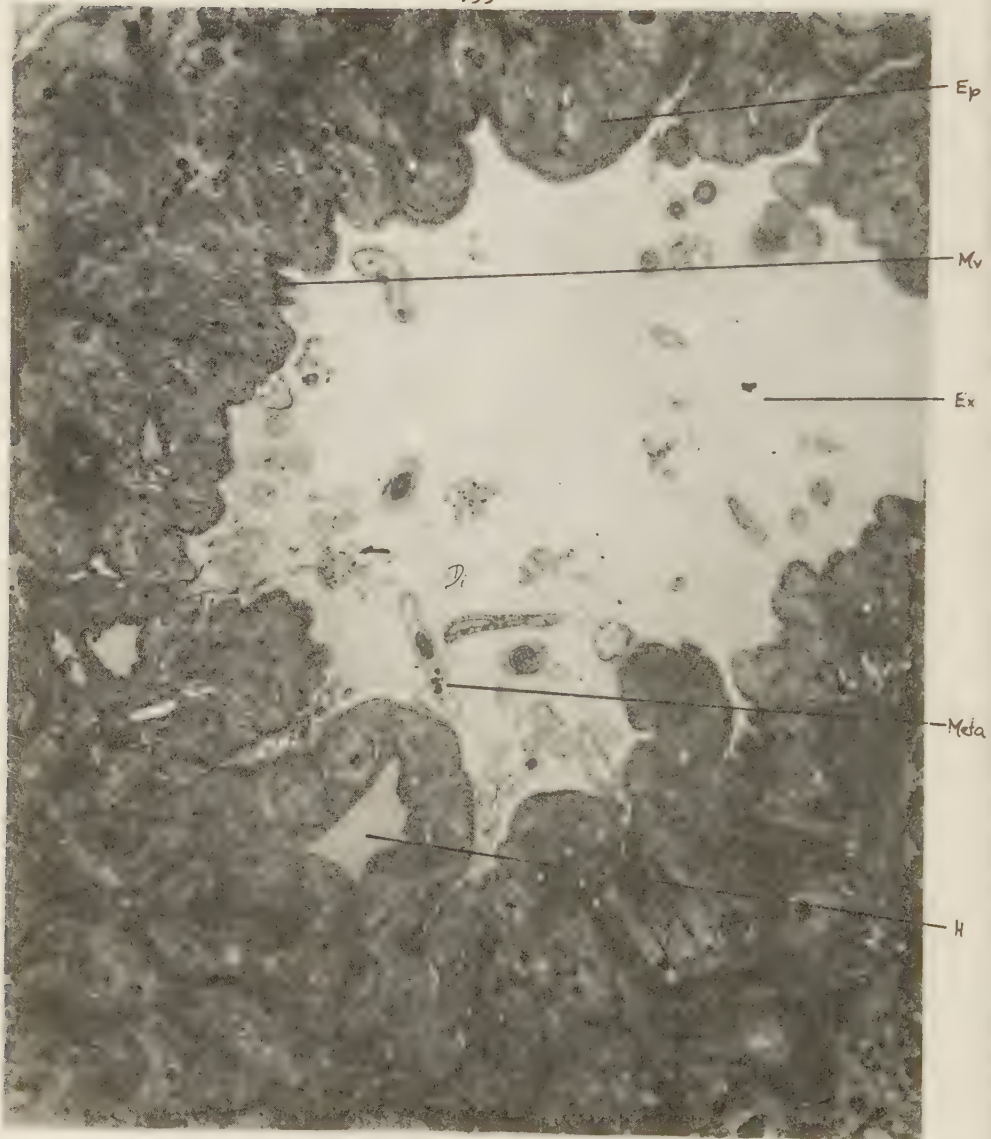
POTTS (1963), POTTS und MARTIN (1963) und POTTS (1965) haben sich ausserdem besonders mit der Ammoniakbildung bei Cephalopoden beschäftigt. Nach ihren Befunden sinkt der pH des Ultrafiltrates durch die Tätigkeit der Venenanhänge im Harnsack beträchtlich, was die Diffusion von Ammoniak aus dem Blut in die Harnflüssigkeit zur Folge hat (JACOBS, 1940); hier reagiert es mit dem Wasserstoff und wird als Ammoniumion gebunden ausgeschieden. POTTS (1965) hat weiterhin nachgewiesen, dass allerdings der Hauptteil des Ammoniaks durch die Kiemen ausdiffundiert.



53

512x

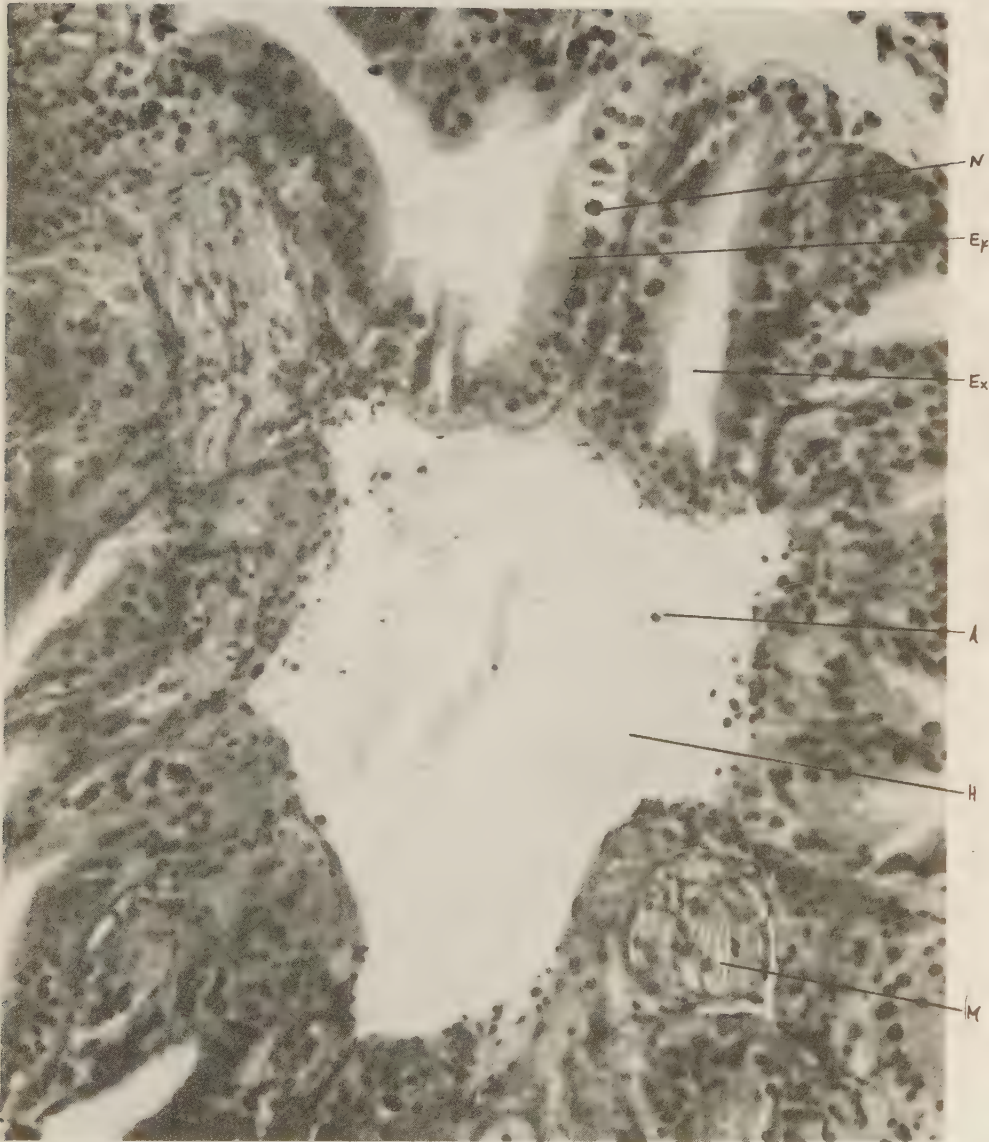
Abb. 53. Die Schnittbilder zeigen stets einschichtige, äußerst gewundene Epithelien (Ep). Die Zellen hängen apikal mit einem Bürstensaum (Mv) in die Exkretionsflüssigkeit (Ex) hinein; der der Blutflüssigkeit (H) zugekehrte Basalteil (bL) erscheint meist aufgebläht. Plasma-streifung ist wahrnehmbar; Kern (N), Blutzellen (A).



54.

160x

Abb. 54. An der Oberfläche (Mv) des Venenanhangsepithels (Ep) sieht man häufig Dicyemidenanschnitte (Meta). Epithel (Ep), Kern (N), Exkretionsflüssigkeit (Ex), Blut (H).



200x

55.

Abb. 55. Zum Blutraum (H) hin sind Muskelzüge vertreten; in der Nachbarschaft von größeren kanalartigen Erweiterungen nimmt die Muskulatur (M) stark zu; vermutlich handelt es sich hier um die Venen selbst. Blutzellen (A), Exkretionsflüssigkeit (Ex).



56a. Abb. 56. Das Venenanhangsepithel ist aus zwei Zelltypen aufgebaut, den Epithelzellen (Ep) mit ihren Zotten (Mv), filamentösem Schlußnetz (tw), Schlußleisten (D), Mitochondrien (Mi), Kern mit Nucleo-

lus (N), basalem Labyrinth (bL), und den Lückenzellen (L). Basalmembran (BM), Endothelzelle (En), Blutzelle (A), Muskelzelle (M) mit Nervenzelle (Ne), Hämocyanin (H).

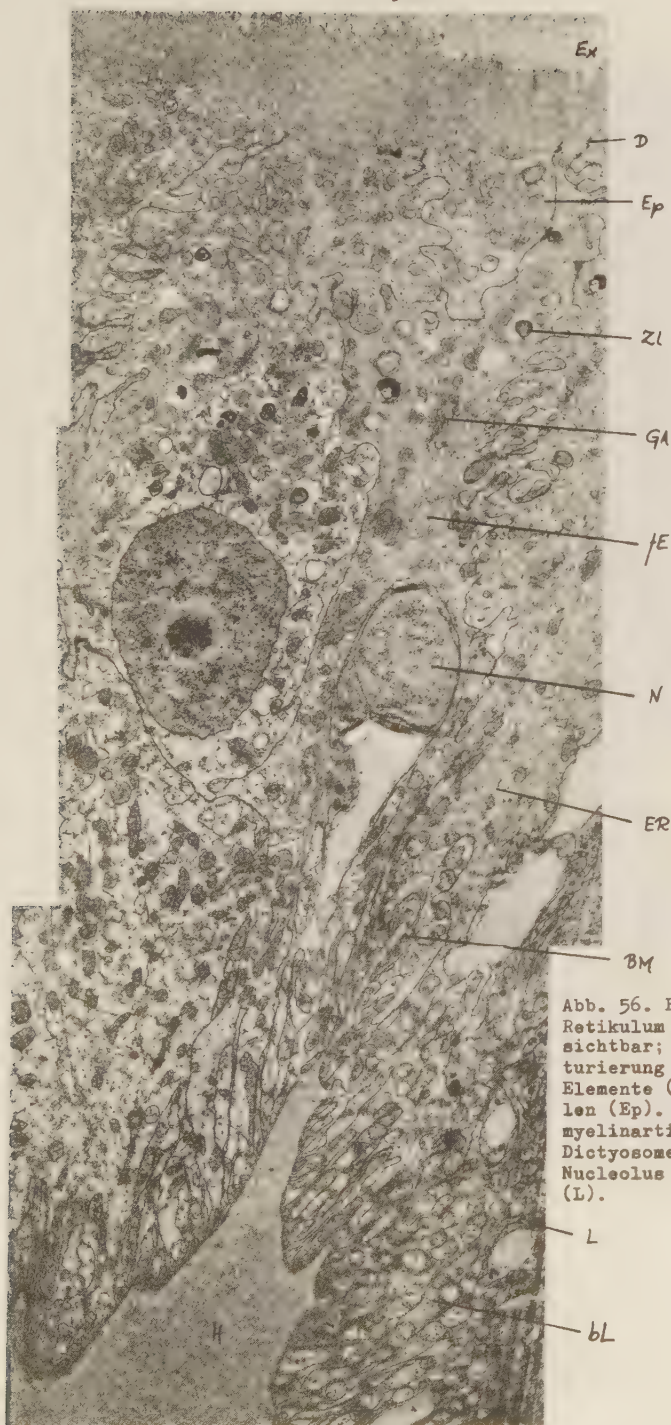
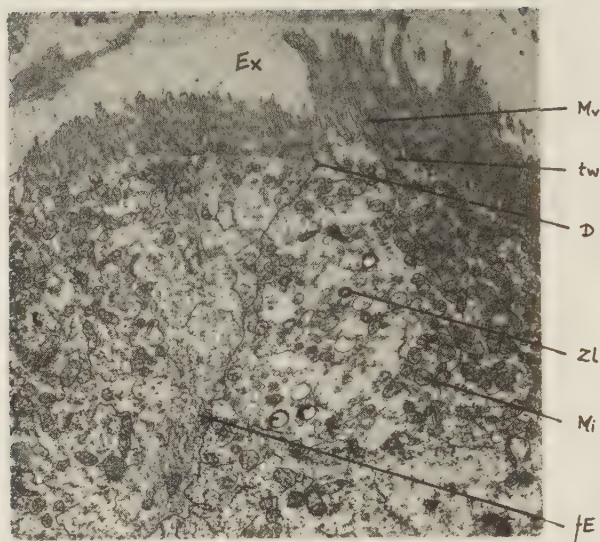


Abb. 56. Endoplasmatisches Retikulum (ER) ist deutlich sichtbar; strenge Längsstrukturierung durch filamentöse Elemente (fE) der Epithelzellen (Ep). Schlußleisten (D), myelinartige Wirbel (Zl), Dictyosomen (GA), Kern mit Nucleolus (N), Lückenzellen (L).



57.

4900 x

Abb. 57. Auffallend ist die unterschiedliche Länge der einzelnen Villi (Mv). Schlußleisten (D), filamentöses Schlußnetz (tw), Mitochondrien (Mi), myelinartige Wirbel (Zl), filamentöse Elemente (fE), Exkretionsflüssigkeit (Ex).

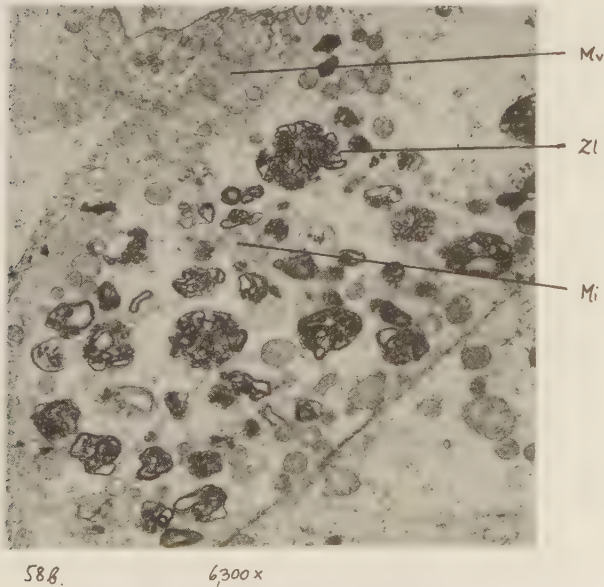
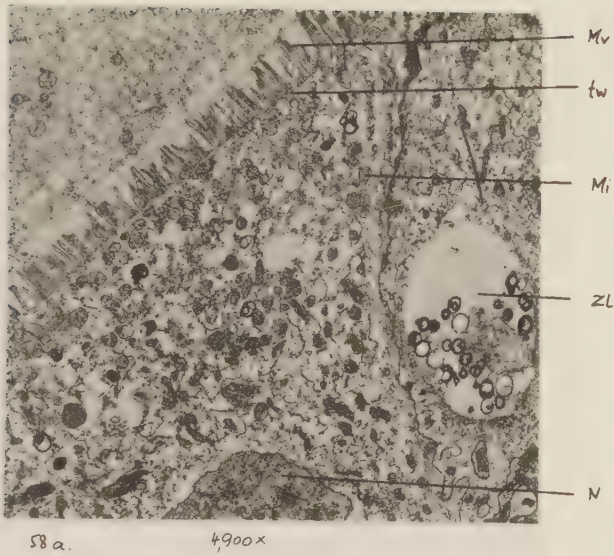
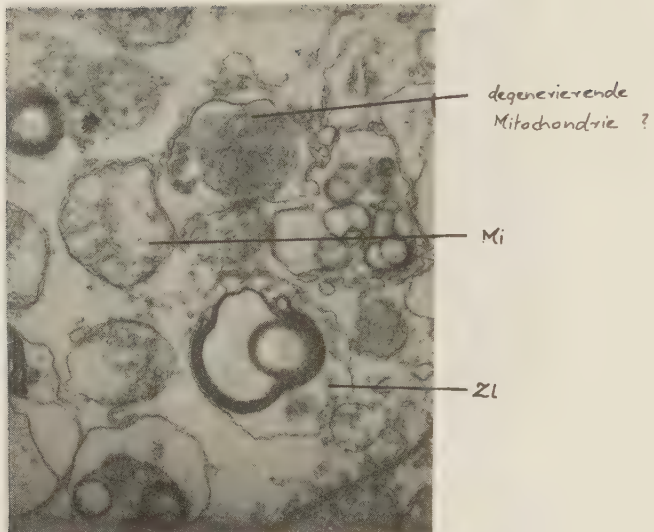


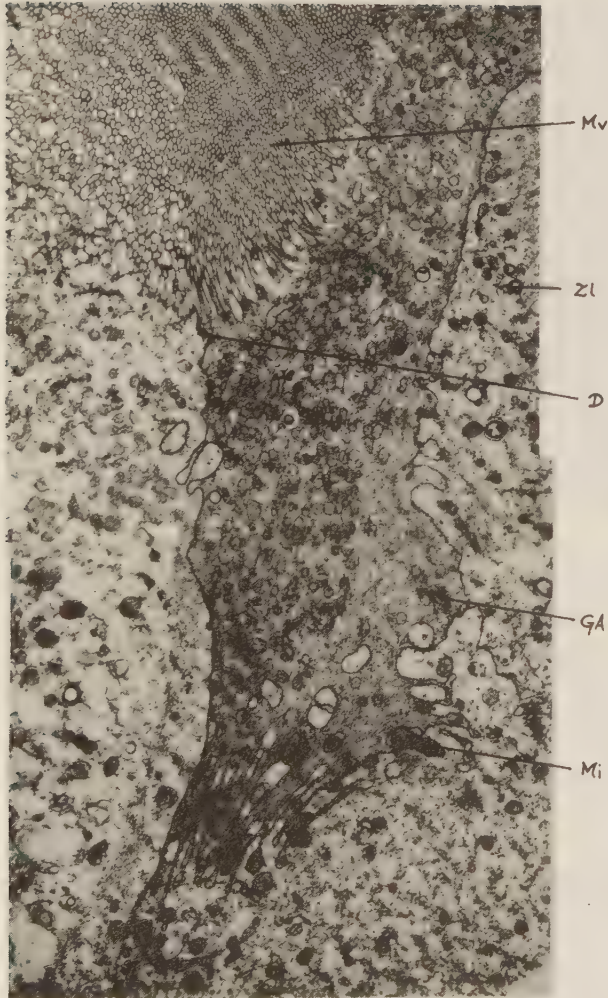
Abb. 58. Oftmals sind die Zotten (Mv) durch die Fixierung angegriffen. Auch sieht man Ansammlungen von myelinähnlichen Wirbeln, die von einer Membran locker umgeben sind (Zl), und zum Teil aus den Mitochondrien (Mi) hervorgegangen sein mögen. Filamentöses Schlußnetz (tw), Kern (N).



58c.

29,750x

Abb. 58. Die myelinähnlichen Wirbel (Zl) im Apikalbereich der Venenanhangszellen dürften teilweise aus degenerierten Mitochondrien hervorgegangen sein.



59.

4,900 x

Abb. 59. Oftmals scheint das Zytoplasma benachbarter Zellen unterschiedlich elektronendicht zu sein. Es könnte sich dabei um Fixierungsartefakte handeln. Zotten (Mv), Mitochondrien (Mi), Dictyosomen (GA), myelinähnliche Wirbel (Zl).

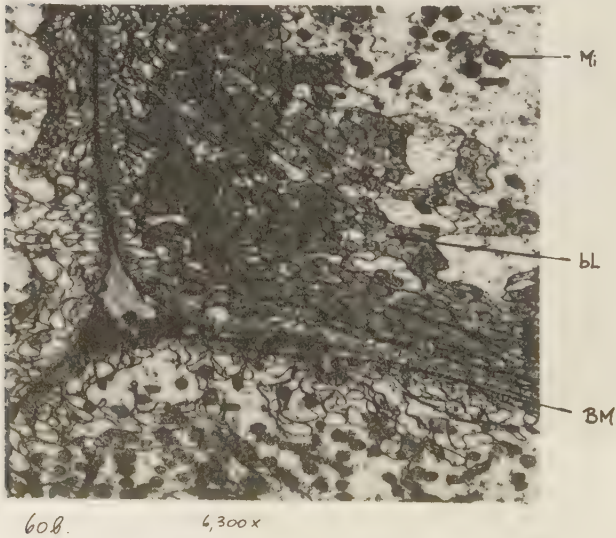
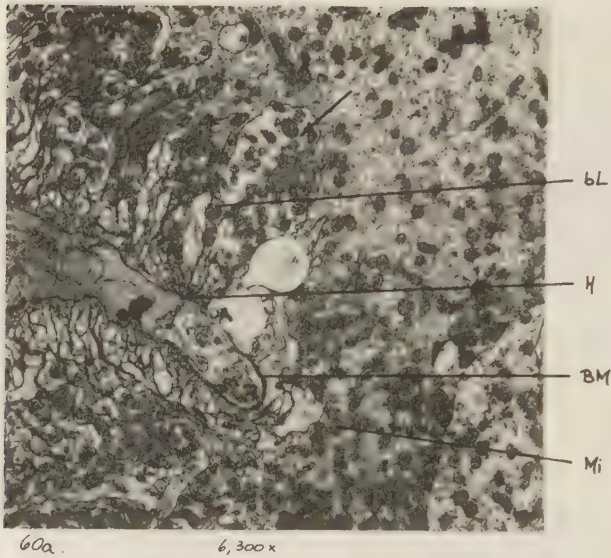
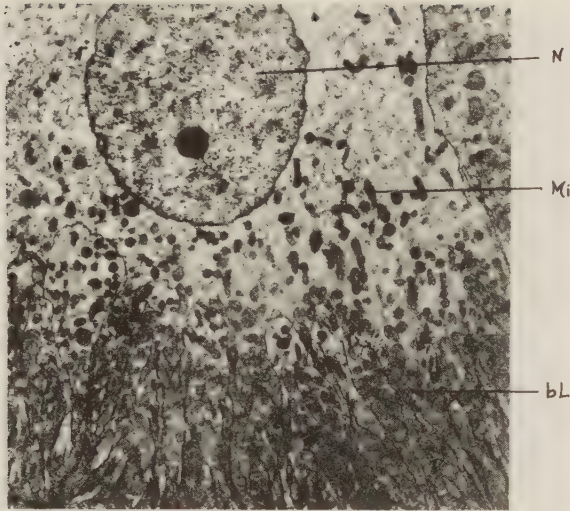
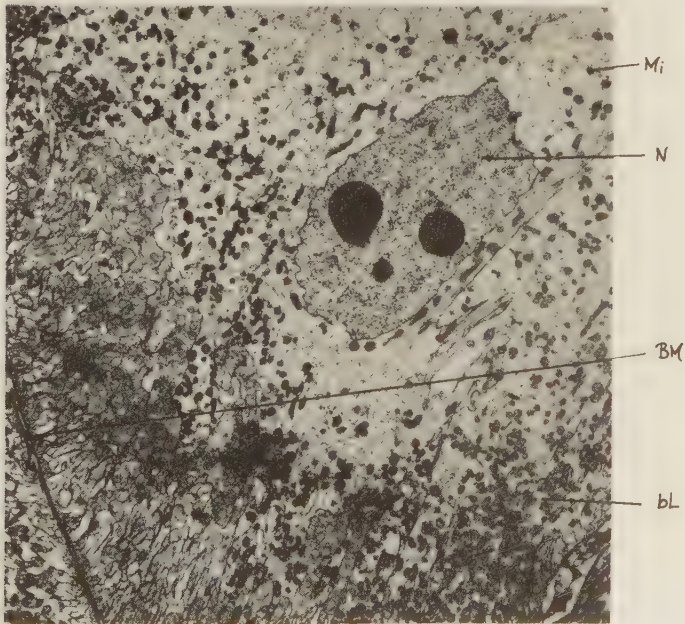


Abb. 60. Das basale Labyrinth (bL) wird vom Blutraum (H) durch die Basalmembran (BM) getrennt. Die Zytoplasma-areale (→) sind vielfach angeschwollen und prall mit Mitochondrien (Mi) gefüllt.



60c.

3,500 x



60d

3,500 x

Abb. 60. Auch am basalen Labyrinth (bL) lassen sich Zytoplasmaregionen unterschiedlicher Elektronendichte gut erkennen; es handelt sich bei dieser Anordnung vermutlich um Zytoplasmaanschnitte mehrerer Zellen. Kern mit Nucleolus (N), Basalmembran (BM), Mitochondrien (Mi).

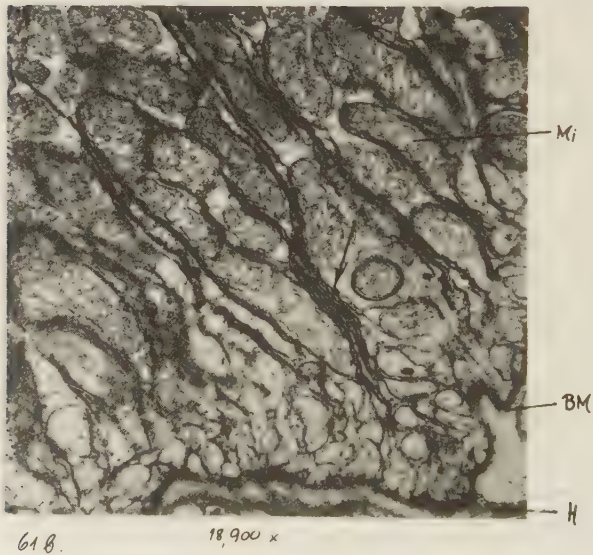
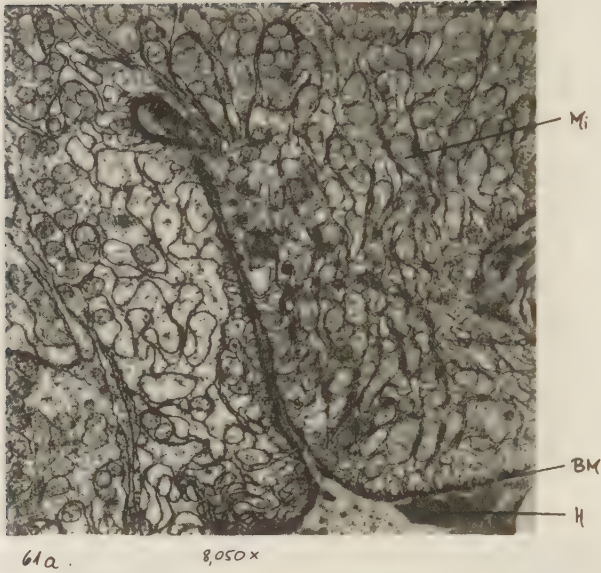


Abb. 61. Zur Basalmembran (BM) hin verjüngen sich die einzelnen Faltenfortsätze, oftmals in einem solchen Maße, daß die sie einfassenden Membranen streckenweise eng nebeneinander herlaufen, um schließlich kurz vor der Basalmembran (BM) wieder etwas auseinander zu weichen.

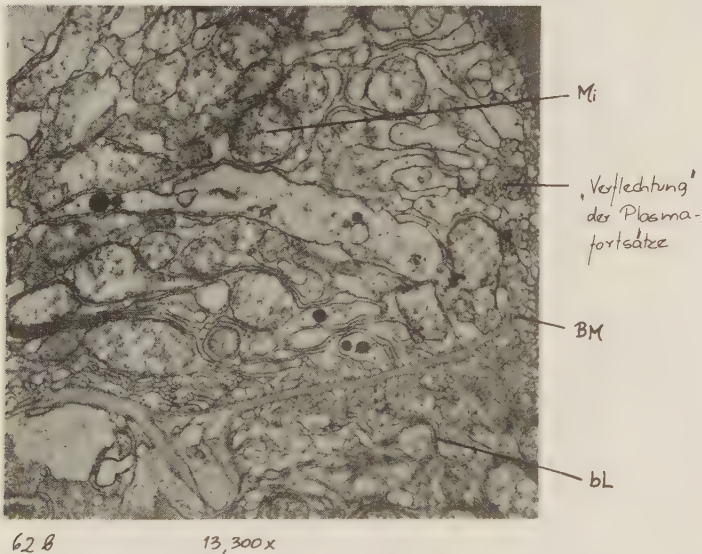
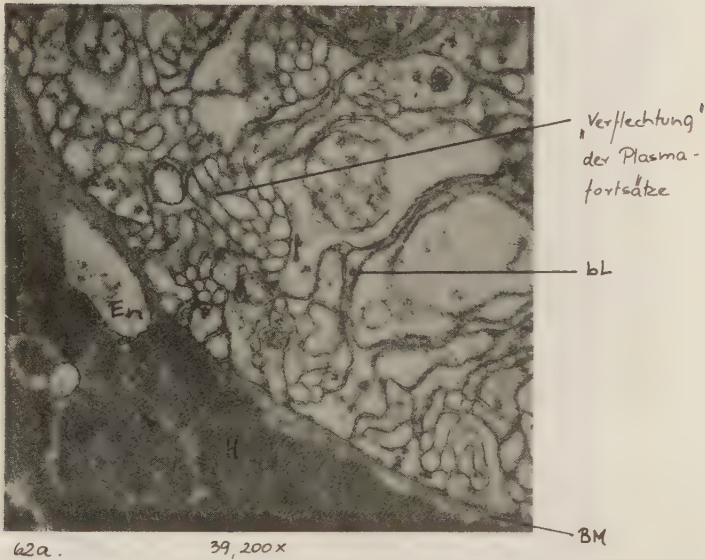
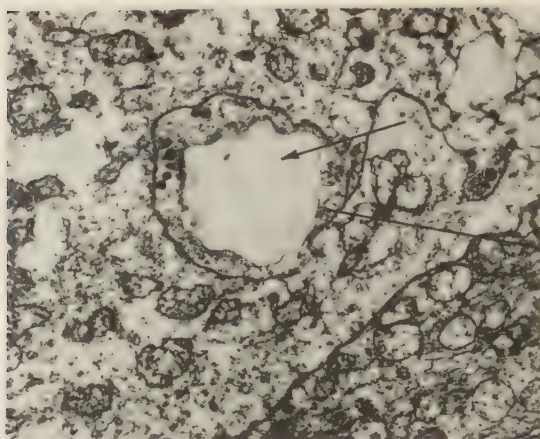
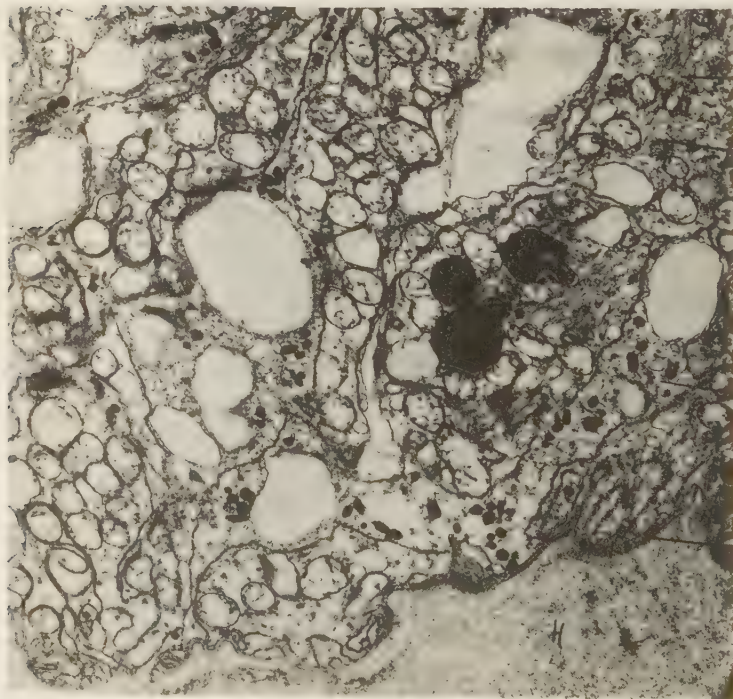


Abb. 62. Kurz vor der Basalmembran (BM) scheinen die Plasmastränge des basalen Labyrinths (bL) eine Art "Verflechtung" einzugehen. Das nicht an Zellen gebundene, oxygen- tragende Blutprotein, Hämocyanin (H), kann auch in den Venen geordnet vorliegen. Endothelzellen (En).



63a.

10, 150x



63b.

11, 500x

Abb. 63. Auf der Höhe des Labyrinthbereiches (bL) der Epithelzellen (Ep) ist der Lückenzelltyp (L) anzutreffen, welcher der Basalmembran (BM) aufsitzt.

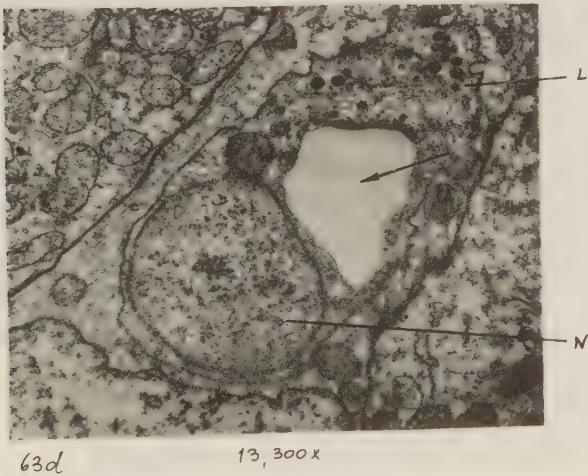
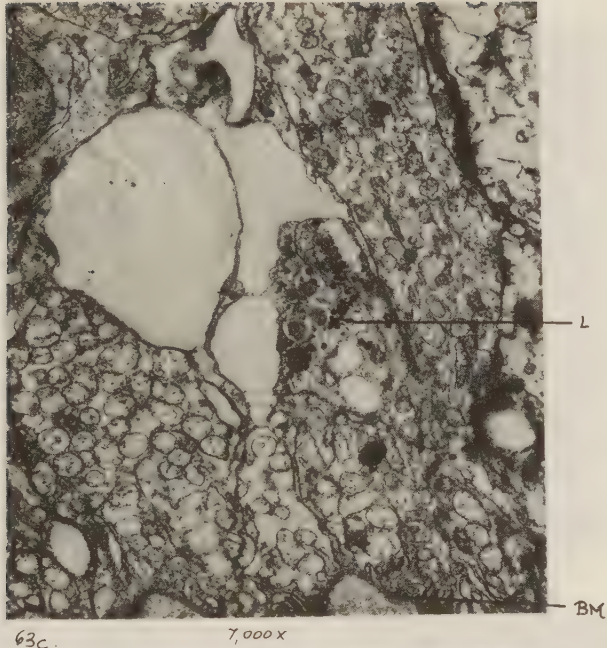
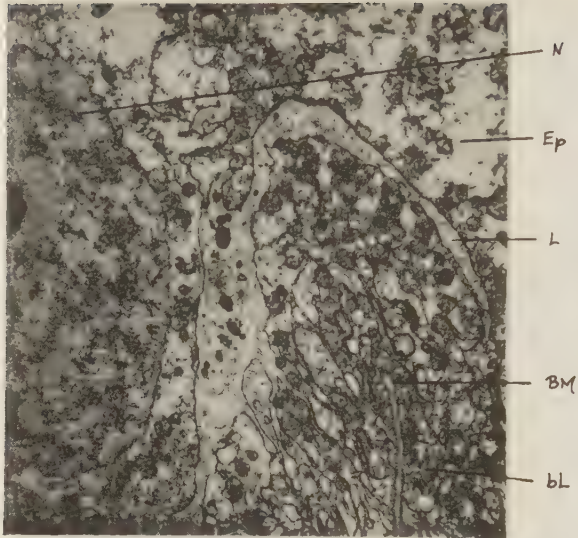
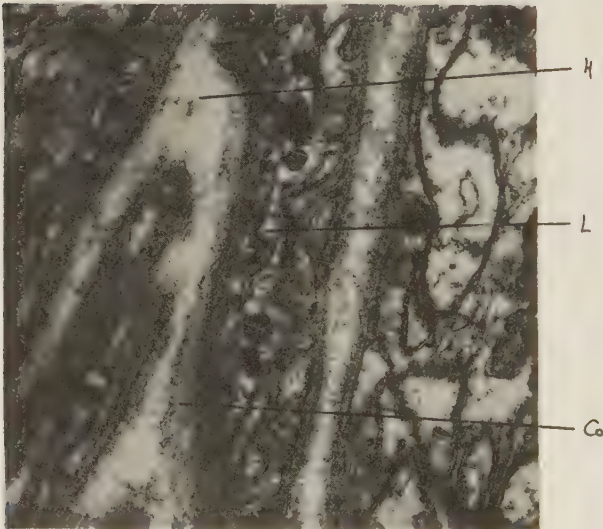


Abb. 63. Die Lückenzenen (L) sind ausgezeichnet durch bizarre Gestalt, Besitz von osmiophilen Granula, und Bildung und Einfassung eines Laku-nensystems. Den größten Umfang erreichen diese Zellen im Kernbereich, wobei der Hauptanteil auf den Kern entfällt. Die von den Lückenzenen becherförmig eingefassten Interzel-lularen (→) täuschen Vakuolen vor. Kern (N).



64a.

6,300 x

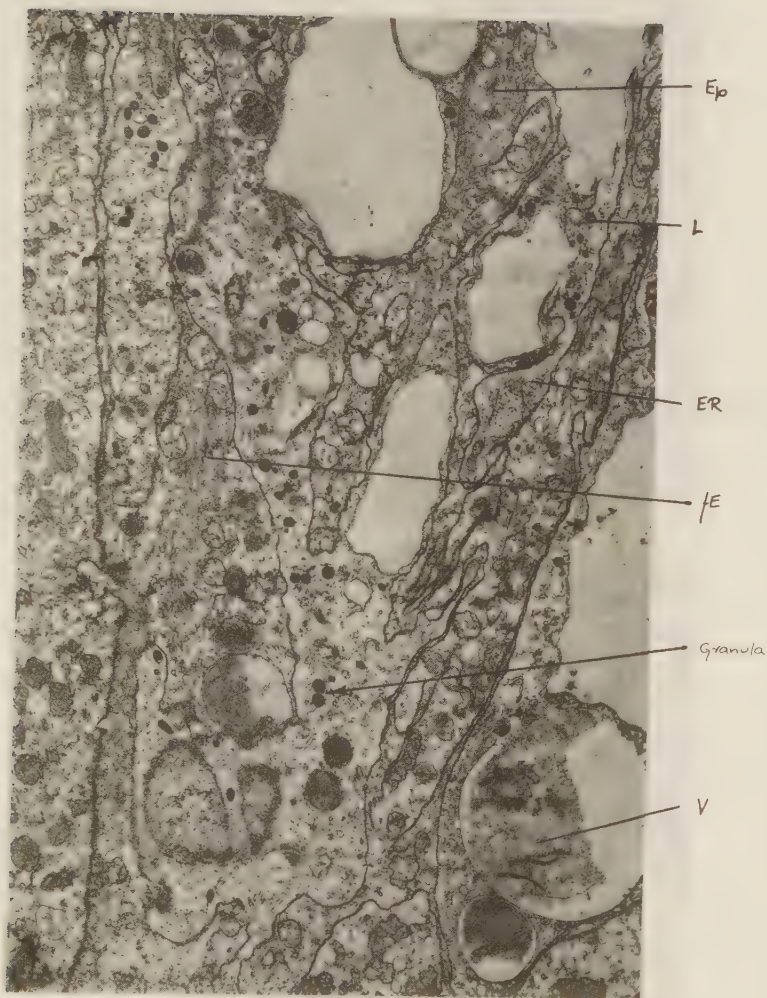


64b.

39,200 x

Abb. 64. Wenn die Lückenstellen (L) nicht gerade eine Interzellulare umfassen, ist ihr Verlauf regellos, nur den dargebotenen Raum ausnüt-

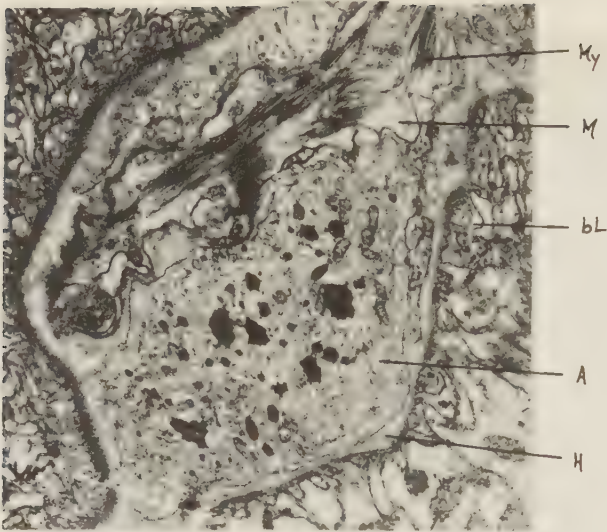
zend, oft langgestreckt und sehr schmal. In der Basalmembran werden auch Collagenfibrillen (Co) beobachtet. Das Epithel (Ep) der Venenanhänge wird durch eine Basalmembran (BM) kontinuierlich vom Blutraum (H) abgeschlossen.



65.

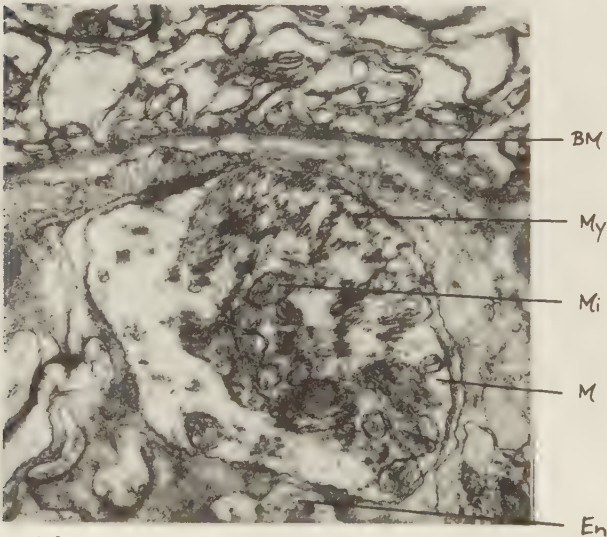
9,600x

Abb. 65. Das durchschnittlich recht elektronendichte Lückenzytoplasma (L) von Venenanhängen zeichnet sich aus durch seinen Gehalt an membran-gebundenen Granula ($\rightarrow$). Daneben kommen auch Vakuolen vor, deren Einschlüsse (V) verschieden strukturiert sind (parallel verlaufende Ordnungsmuster, myelinartige Membranknäuel, körniger Inhalt, elektronenlichte Zonen). Endoplasmatisches Retikulum (ER), filamentöse Elemente (fE) der Epithelzellen (Ep).



66a.

13,300x



66b.

22,750x

Abb. 66. Der Blutraum (H) enthält Endothelzellen (En), die der Basalmembran (BM) nur zerstreut auflie-

gen, Nervenzellen zusammen mit Muskelzellen (M), erkenntlich durch Myofilamente (My) und Mitochondrien (Mi); ihre Gestalt ist unregelmäßig und oftmals gequollen; auch werden Amöbozyten (A) angetroffen, mit den ihnen eigenen Granula und Einschlüssen; Mitochondrien (Mi).

Schlussgedanken

Die an den Exkretionsorganen von Octopus gemachten Beobachtungen regen zu einigen Schlussfolgerungen an:

- A) Zunächst einmal fällt eine gewisse Übereinstimmung in allen hier vorkommenden Epithelien (mit Ausnahme des Harnsackepithels, welches nicht behandelt worden ist, auf. Ausser dem stark rückgebildeten Epithel des Kiemenherzens besitzen alle Epithelien mit ungefähr $\sim 40\mu$ die gleiche Höhe und sitzen einer Basalmembran auf. Es handelt sich bei allen um polar gebaute Zellen, welche nach der Art ihrer Einfaltungen in zwei Gruppen zerfallen: nämlich
- 1) Zellen mit apikalen Einfaltungen (z.B. die Zellen, welche das Kiemenherz und den Kiemenherzanhang bedecken),
 - und 2) Zellen mit apikalen, Seiten- und Grundflächeneinfaltungen (wie sie in der Kiemenherztasche und an den Venenanhängen auftreten).

Alle diese Epithelien sind in ihrem unteren Drittel mit einem lakunenbildenden Zelltyp, der "Lückenzelle" vergesellschaftet, welcher je nach Lage von unterschiedlicher Gestalt ist:

- a) am Kiemenherzen flach-angezogen und breit,
- b) am Kiemenherzanhang bildet er den feinmaschigen, grosslumigen Unterbau des dortigen Deckzellgewebes, und
- c, d) in der Kiemenherztasche und an den Venenanhängen tritt er in Zellgruppen von unregelmässig gröberer bis feinerer Gestalt auf.

Die Anwesenheit solcher Lückenzellen in Verbindung mit allen untersuchten Epithelien legt die Vermutung nahe,

dass diese aus ein und demselben Keimblatt hervorgegangen sein müssen. Es ist zwar allgemein anerkannt, dass die Kiemenherztaschen mit Cölomepithel (MARTHY, 1968) ausgelegt sind, von welchem auch Kiemenherz und Kiemenherzanhang überzogen sind (NAEF, 1910; 1912, 1913; MARTHY, 1968); jedoch sind die Venenanhangszellen nicht in diese Gruppe einbezogen worden (NAEF, 1912). Auch aus den zahlreichen Arbeiten, welche sich mit den exkretorischen Epithelien von Cephalopoden befassen, darunter besonders mit dem der Pericardialdrüse CUÉNOT, 1892) und der Venenanhänge (SOLGER, 1881; KOWALEWSKY, 1889; CUÉNOT, 1892), kann ich nicht entnehmen, ob die hier angesprochenen Epithelien gleichen Ursprungs sind. Damit bleiben die elektronenmikroskopischen Befunde einstweilen die einzige Stütze für die Annahme, dass auch die Venenanhänge cölomatische Bildungen sind. BOBRETZKYs (1877, aus GROBBEN, 1884) Erkenntnissen zufolge sind die Beziehungen zwischen Harnsack und den die Venenanhänge tragenden Hohlvenen sekundärer Natur, was sich mit den wenigen mir verfügbaren Schnitten aus dem Harnsackepithel deckt. Das bedeutet zusammenfassend, dass die Venenanhänge den Epithelien von Kiemenherztasche, Pericardialdrüse und Kiemenherz histologisch näher stehen, als dem sie direkt umgebenden Harnsack.

- B) Die Tatsache, dass die exkretorischen Epithelien von Octopus aus zwei Zelltypen aufgebaut werden, regt zum Vergleich mit Epithelien an, bei denen ähnliche Verhältnisse herrschen. BERRIDGE und OSCHMAN (1969) berichten, dass das Epithel der MALPIGHI'schen Gefäße von Insekten sich aus zwei Zelltypen zusammensetzt; sie zitieren weitere derartige Befunde aus dem Mitteldarm

von Insekten (WATERHOUSE und WRIGHT, 1960, ANDERSON und HARVEY, 1966), bei Vertebraten aus dem Magen (ITO und WINCHESTER, 1963), dem proximalen Tubulus von Necturus (CLAUDE, 1967) und dem Sammelkanal (GAGNOTE et al., 1968), wobei sie im einen Zelltyp resorbierende und im anderen sekretorische Funktionen vermuten. Da hier jedoch beide Zelltypen gleichermaßen das Lumen "begrenzen", zeigt sich kaum eine Gemeinsamkeit mit den "cölomatischen Epithelien" von Octopus, bei denen die lakunenbildenden Lückenzenellen ihrer Lage und Gestalt nach völlig andersartig sich verhalten.

- C) Ein weiterer mit dem Exkretionssystem verbundener, aber nicht auf dieses beschränkte Zelltyp, ist die Rhogozyte. In den Exkretionsorganen wird sie als hoch differenzierte, nicht mehr teilungsfähige (BUCHHOLZ et al., 1971) Bindegewebszelle beschrieben und trotz vieler Untersuchungen ist ihr Aufgabenkreis, Aufbau und Abbau noch sehr ungeklärt. GRIMPE (1913) bringt die Rhogozyten des Kiemenherzens in Zusammenhang mit Zellen, die den "Weissen Körper" (HENSEN, 1865) bei Cephalopoden bilden. Dieser liegt zwischen Augapfel und Augenganglion als "eine Anhäufung von weichem, zartem Gewebe, ... das sich dicht an die Muskeln schmiegt, ... und bei Octopus einen gelblich-grauen Farbton besitzt" (FAUSSEK, 1893). HENSEN (1865) deutet die Zellen als "Drüsensubstanz" und nennt sie "Lymphkörperchen-ähnliche Zellen". FAUSSEK (1893) bezeichnet dieses Gewebe als "Bildungsstätte der Blutzellen" aufgrund von drei Beobachtungen: ihrer erstaunlichen Mitose-aktivität, ihrer Neigung in einzelne Zellen zu zerfallen und der

Übereinstimmung seiner Fixierungsergebnisse mit CUÉNOTs (1891) Fixierungsergebnissen an Blutzellen. Eine neuere Arbeit von NECCO und MARTIN (1963), gestützt auf die morphologischen Befunde von BOLOGNARI (1949, 1952, beide lichtmikroskopisch), befasst sich ebenfalls mit der mitotischen Aktivität des "Weissen Körpers". Es ist leicht einzusehen, dass ein und derselbe Zelltyp seine Wirkungsweise verschiedenen Umgebungen entsprechend anpassen kann; aber es gibt wohl kaum einen Zelltyp, über dessen Tätigkeitsfeld die Vermutungen so weit auseinanderklaffen (Sekretion, Exkretion, Speicherung, Stützfunktion, Hämocyaninbildung, Amöbozytenbildung, Collagenbildung, Flüssigkeitsbildung und Flüssigkeitstransport, Pinocytosefähigkeit) und es wird noch einiger Untersuchungen bedürfen, bevor die Natur dieser rätselhaften Zellen voll verstanden ist.

Schrifttum

- ABRAHAM, R., Margaret MORRIS und R. HENDY: Lysosomal changes in epithelial cells of the mouse thymus after hydrocortisone treatment. *Histochemie* 17, 295-311 (1969).
- ALEXANDROWICZ, J.S.: Innervation of the hearts of Sepia officinalis. *Acta Zool. (Stockh.)* 41, 65-100 (1960).
- ALTNER, H.: Die Ultrastruktur der Labialnephridien von Onychiurus quadricellatus (Collembola). *J. Ultrastruct. Res.* 24, 349-366 (1968).
- ANDREWS, Elisabeth und C. LITTLE: Ultrafiltration in the gastropod heart. *Nature* 234, 411-412 (1971).
- ASHWORTH, C.T., F.J. LUIBEL und S.C. STEWARD: The fine structural localization of adenosine triphosphatase in the small intestine, kidney, and liver of the rat. *J. Cell Biol.* 17, 1-18 (1963).
- BAECKER, R.: Die Mikromorphologie von Helix pomatia und einigen anderen Stylommatophoren. *Ergebn. Anat. Entwickl. - Gesch.* 29, 449-585 (1932).
- BALEYDIER, Christine, Ghislain NICAISE et M.P. de CECCATTY: Etat fibroblastique et différenciation fibrocytaire des cellules conjonctives de *Glossodoris* (Gastéropode Opisthobranchie). *C.R. Acad. Sci. Paris* 269, 175-178 (1969).
- BARBER, V.C. und P. GRAZIADEI: The fine structure of cephalopod blood vessels. I. Some smaller peripheral vessels. *Z. Zellforsch.* 66, 765-781 (1965).
- - The fine structure of cephalopod blood vessels. II. The vessels of the nervous system. *Z. Zellforsch.* 77, 147-161 (1967a).
- - The fine structure of cephalopod blood vessels. III. Vessel innervation. *Z. Zellforsch.* 77, 162-174 (1967b).

- BARFURTH, D.: Das Glycogen in der Gastropodenleber. Zool. Anz. (1883a).
- Der phosphorsaure Kalk der Gastropodenleber. Biol. Zbl. 3, (1884).
 - Vergleichend histochemische Untersuchungen über das Glycogen. Arch. mikr. Anat. 25, (1885).
- BARGMANN, W.: Weitere histologische Untersuchungen am Nierenkörperchen. Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. 18, 166-191 (1933).
- und G.v. HEHN: Über das Nephron der Elasmobranchier. Z. Zellforsch. 114, 1-21 (1971).
- BAUER, V.: Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitteil. Zool. Stat. Neapel 19, 149-267 (1909).
- BEAR, R.S.: Long X-ray diffraction spacings of collagen. J. Amer. Chem. Soc. 64, 727 (1942).
- BERRIDGE, M.J. und B.L. GUPTA: Fine-structural changes in relation to ion and water transport in the rectal papillae of the blowfly, Calliphora. J. Cell. Sci. 2, 89-112 (1967).
- BERRIDGE, M.J. und J.L. OSCHMAN: A structural basis for fluid secretion by Malpighian tubules. Tissue & Cell 1 (2), 247-272 (1969).
- BLOOM, W. und D.W. FAWCETT: A textbook of histology. Ninth Edition. Philadelphia, London: W.B. Saunders Company 1968.
- BLUNDSTONE, E.K.: On the occurrence of glycogen as a constituent of the vesicular cells of the connective tissue of Molluscs. Proc. Roy. Soc. London 38, (1884/85).
- BOBRETZKY, N.W.: Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachrichten d. kais. Ges. d. Freunde der Naturerkenntnis, d. Anthropol. u. Ethnographie bei der Univ. Moskau 24 (1), (1877).

- BOLOGNARI, A.: Morfologia, struttura e funzione del "corpo bianco" dei Cefalopodi. Parte I. Morfologia. Arch. Zool. ital. 34, 75 (1949).
- Sulla localizzazione degli acidi nucleinici e sull'origine delle granulazioni dei leucociti nel corpo bianco dei Molluschi Cefalopodi. Boll. Zool. 19, 211-216 (1952).
- BONGA, S. W. W. und H. H. BOER: Ultrastructure of the Renopericardial system in the pond snail Lymnaea stagnalis (L.). Z. Zellforsch. 94, 513-529 (1969).
- BOUILLON, J.: Ultrastructure des cellules rénale des Mollusques. I. Gastropodes pulmonés terrestres. Annls. Sci. nat. (2) 12, 719-749 (1960).
- BOWERS, B.: Coated vesicles in the pericardial cells of the aphid (Myzus persicae SULZ.). Protoplasma 59, 351-367 (1965).
- BROCK, J.: Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Z. wiss. Zool. 32 (1879).
- Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. 6 (1880), p 233.
- Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Z. wis. Zoll. 39, 1-63 (1883).
- BROOKS, R. E.: Ultrastructure of the physostomatous swimbladder of rainbow trout (Salmo gairdneri). Z. Zellforsch. 106, 473-483 (1970).
- BRUCHHAUSEN, F. v. und H. J. MERKER: Morphologischer und chemischer Aufbau isolierter Basalmembranen aus der Nierenrinde der Ratte. Histochemie 8, 90-108 (1967).
- BRUGGEN, E. F. J. van, E. H. WIEBENGA und M. GRUBER: Structure and properties of hemocyanin. II. Electron micrographs of the hemocyanins of Sepia officinalis, Octopus vulgaris and Cancer pagurus. J. mol. Biol. 4, 8-9 (1962b).

- BUCHHOLZ, Karen, D. KUHLMANN und Angela NOLTE: Aufnahme von Trypanblau und Ferritin in die Blaszellen des Bindegewebes von Helix pomatia und Cepaea nemoralis (Stylommatophora, Pulmonata). Z. Zellforsch. 113, 203-215 (1971).
- BULGER, Ruth E., C. C. TISHER, Ch. H. MYERS und B. F. TRUMP: Human renal ultrastructure. II. The thin limb of HENLE's loop and the interstitium in healthy individuals. Lab. Invest. 16, 124-141 (1967).
- CHATIN, J.: Contributions à l'étude de la cellule conjonctive chez les mollusques gastéropodes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris 119 (1894).
- COHNHEIM, O.: Zur Physiologie der Nierensekretion. Z. physiol. Chem. 80, 95 (1912).
- CREYGHTON, Ch.: Microscopic researches on glycogen. II. Glycogen of snails and slugs in morphological and physiological correspondence with the lymph-system of vertebrates. London 1899.
- CROMBIE, Paula R.: A new specialization of the granular endoplasmic reticulum in the uterine glands of the pig in the later stages of pregnancy. J. Cell Sci. 10, 693-704 (1972).
- CUÉNOT, L.: Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. II. partie: Invertébrés. Arch. Zool. expér., (Sér. 2) 2 (1890/91).
- Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. Arch. Biol. 12 (1892).
 - L'excrétion chez les Mollusques. Arch. Biol. 16, 49-96 (1899).
- CURRAN, P. E.: Na, Cl, and water transport by rat ileum in vitro. J. gen. Physiol. 43, 1137-1148 (1960).
- Ion transport in intestine and its coupling to other transport processes. Fedn. Proc. Fedn. Am. Socs. exp. Biol. 24, 993-999 (1965).

- CUVIER, G.: Mémoires pour servir à l^h histoire et à l^h anatomie des Mollusques. I. Mémoire sur les Cephalopodes et sur leur anatomie. Paris 1817.
- DALTON, A.J., H. KAHLER und B.J. LLOYD: The structure of the free surface of a series of epithelial cell types in the mouse as revealed by the electron microscope. Anat. Record 111(1), 67-72 (1951).
- DAVID, H.: Zellschädigung und Dysfunktion. Pathologie des Protoplasmas Bd. X. Wien-New York: Springer Verlag 1970.
- DeDUVE, C.: Lysosomes, a new group of cytoplasmic particles. In: Subcellular Particles, T. HAYASHI (ed.), New York: Ronald Press Co. 1959.
- DENTON, E.J., T.I. SHAW und J.B. GILPIN-BROWN: Bathyscaphoid squid. Nature (London) 182, 1810-1811 (1958).
- DENTON, E.J., J.B. GILPIN-BROWN und T.I. SHAW: A buoyancy mechanism found in cranchid squid. Proc. Roy. Soc. Lond. B Biol. Sci. 174 (1036), 271-279 (1969).
- DIAMOND, J.M. und J. McD. TORMEY: The role of long extracellular channels in fluid transport across epithelia. Nature Lond. 210, 817-820 (1966a).
- DIAMOND, J.M. und W.H. BOSSERT: A mechanism for coupling of water and solute transport in epithelia. Standing-gradient osmotic flow. J. gen. Physiol. 50, 2061-2083 (1967).
- DORFMAN, A.: Polysaccharides of connective tissue. J. Histochem. Cytochem. 11, 2-13 (1963).
- EL-HIFNAWI, E.S. und G. SEIFERT: Über den Feinbau der Maxillarnephridien von Polyxenus lagurus (L.) (Diplopoda, Penicillata). Z. Zellforsch. 113, 518-530 (1971).
- EMANUEL, C.F.: The composition of Octopus renal fluid. II. A chromatographic examination of the organic constituents. Z. vergleich. Physiol. 39 (5), 477-482 (1957).

- The composition of Octopus renal fluid. III. The isolation and chemical properties of "dicyemin". Z. vergleich. Physiol. 39 (5), 483-491 (1957).
 - The composition of Octopus renal fluid. IV. Isolation and identification of the methanol-soluble substances. Z. vergleich. Physiol. 40 (1), 1-7 (1957)
 - und A.W. MARTIN: The composition of Octopus renal fluid. I. Inorganic constituents. Z. vergleich. Physiol. 39, 226-234 (1956).
- ERICSSON, J. L. E.: Absorption and decomposition of homologous hemoglobin in renal proximal tubular cells. Acta Pathol. Microbiol. Scand., Suppl. 168, 1-121 (1964).
- ERIKSSON-QUENSEL, I. und T. SVEDBERG: The molecular weights and pH stability regions of the hemocyanins. Biol. Bull. 71, 498-547 (1936).
- FAIN-MAUREL, M. A. und P. CASSIER: Différenciations cytoplasmiques en relation avec la fonction excrétrice dans les reins cephaliques de Petrobius maritimus LEACH (Insecte, Aptérygote). J. Microscopie 10, 163-178 (1971).
- FARQUHAR, Marilyn G. und G. E. PALADE: Segregation of ferritin in glomerular protein absorption droplets. J. biophys. biochem. Cytol. 7, 297-304 (1960).
- - Functional evidence for the existence of a third cell type in the renal glomerulus. Phagocytosis of filtration residues by a distinctive "third" cell. J. Cell Biol. 13, 55-87 (1962).
 - - Junctional complexes in various epithelia. J. Cell Biol. 17, 375-412 (1963).
- FARQUHAR, Marilyn G., St. L. WISSIG und G. E. PALADE: Glomerular permeability. I. Ferritin transfer across the normal glomerular capillary wall. J. exp. Med. 113, 47-66 (1961).

- FAUSSEK, V.: Über den sogenannten "weissen Körper" sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. *Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg* (7) 41 (1893).
- FAWCETT, D.W.: Physiologically significant specializations of the cell surface. *Circulation* 26, 1105-1132 (1962).
- Histochemical Society Symposium on Structure and Function at Cell Surfaces: Chicago, Illinois, April 12, 1964. Surface specializations of absorbing cells. *J. Histochem. Cytochem.* 13, 75-91 (1965).
- FERNANDEZ, J.: Nervous system of the snail Helix aspersa. I. Structure and histochemistry of ganglionic sheath and neuroglia. *J. comp. Neurol.* 127, 157-182 (1966).
- FLEMMING, W.: Über Binde substanz und Gefässwandung bei den Mollusken. *Habilit.-Schrift*, Rostock 1871.
- Über die Blutzellen der Acephalen und Bemerkungen über deren Blutbahn. *Arch. mikr. Anat.* 15, 243-255 (1878).
- FRANÇOIS, J.: Ultrastructure du rein labial céphalique de Campodea chardardi CONDÉ (Diplura, Insecta). *Z. Zellforsch.* 127, 34-49 (1972).
- FREDERICQ, L.: Recherches sur la physiologie du poulpe commun, (Octopus vulgaris). *Arch. Zool. expér. et gen.* 7, 535-583 (1878).
- Sur l'hémocyanine, substance nouvelle du sang du poulpe. *C. r. Acad. Sci. Paris* 87 (1878).
- FÜRTH, O. v.: Über den Stoffwechsel der Cephalopoden. *Z. physiol. Chem.* 31, 353-380 (1900).
- Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena: G. Fischer 1903.

- GABE, M.: Données histologiques sur le rein céphalique des
Thysanoures (Insectes Aptérygotes). Ann. Soc. ent. Fr. 3,
681-713 (1967).
- GALINDO, B. und T. IMAEDA: Cellular response to FREUND's
adjuvant in the rabbit lung. An electron microscope study.
Lab. Invest. 15 (11), 1659-1681 (1966).
- GRASZYNSKI, K.: Die Feinstruktur des Nephridialkanals von
Lumbricus terrestris L. Eine elektronenmikroskopische
Untersuchung. Zool. Beitr. 8, 189-296 (1963).
- GRAY, E.G.: Electron microscopy of the glio-vascular organi-
zation of the brain of octopus. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.
Ser. B 255, 13-32 (1968).
- GRAZIADEI, P.: The ultrastructure of the motor nerve endings
in the muscles of cephalopods. J. Ultrastruct. Res. 15,
1-13 (1966).
- GRIMPE, G.: Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalo-
poden. 1. Teil. Octopoda. Z. wiss. Zool. 104, 531-621
(1913).
- GROBBEN, C.: Morphologische Untersuchungen über den Harn-
und Geschlechts-apparat sowie Leibeshöhle der Cephalopoden.
Arb. zool. Inst. Wien 5, 179-252 (1884).
- GROEPLER, W.: Feinstruktur der Coxalorgane bei der Gattung
Ornithodoros (Acari, Argasidae). Z. wiss. Zool. 178,
235-275 (1969).
- HAIGLER, Sarah A.: A histochemical and cytochemical study of
the "brown cell" found in auricular pericardial gland and
other tissues of the oyster, Crassostrea virginica GMELIN.
Masters Thesis, University of Delaware 1964.
- HALL, B.V.: Studies of normal glomerular structure by electron
microscopy. Proc. V. Ann. Conf. Nephrotic Syndrome, New York,
The National Nephrosis Foundation, Inc. (1953).

- HANCOCK, A.: On certain points in the anatomy and physiology of the dibranchiate cephalopoda. (Nat. Hist. Rev.) Quart. J. Biol. Sci. 1, 473-484 (1861).
- On the structure and homologies of the renal organ in the nudibranchiate mollusca. Trans. Linn. Soc. 24 (1864).
- HARRISON, Florence M. und A.W. MARTIN: Kidney function in a cephalopod (abstract). Fed. Proc. 14, 69-70 (1955).
- - Excretion in the cephalopod, Octopus dofleini. J. exp. Biol. 42, 71-98 (1965).
- HARLESS, E.: Über die Nieren der Sepia oder die sogenannten Venenanhänge. WIEGMANN-ERICHSONS Arch. f. Naturgesch. 13; 1, 1-8 (1847).
- HAUPT, J.: Zur Feinstruktur der Maxillarnephridien von Scutigera immaculata NEWPORT (Symphyla, Myriapoda). Z. Zellforsch. 101, 401-407 (1969a).
- Zur Feinstruktur der Labialniere des Silberfischchens Lepisma saccharina L. (Thysanura, Insecta). Zool. Beitr., N.F. 15, 139-170 (1969b).
- HECHT, É.: Contribution à l'étude des Nudibranches. Mém. Soc. Zool. France 8 (1896); auch Thèse ès sc. Paris 884 (1895/96).
- HECKER, H., P.A. DIEHL und A. AESCHLIMANN: Recherches sur l'ultrastructure et l'histochimie de l'organe coxal de Ornithodoros moubata (MURRAY) (Ixodoidea, Argasidae). Acta trop. (Basel) 26, 346-359 (1969).
- HEIDENHAIN, R.: Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Arch. mikr. Anat. 10, 1-50 (1874).

- HENSEN, V.: Über das Auge einiger Cephalopoden.
Z. wiss. Zool. 15, 155 (1865).
- HERTER, K. und K. URICH: Vergleichende Physiologie der
Tiere. I. Stoff- und Energiewechsel. Berlin: Walter
de Gruyter und Co. 1966. Göschen Sammlung, Bd. 972/
972a.
- HOLLANDE, A.: La cellule pericardiale des insectes.
Archs. Anat. microsc. 18, 85-307 (1921).
- HUXLEY, Th. H.: On the morphology of the cephalous mollus-
ca, as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and
Pteropoda collected during the voyage of the H.M.S. "Rattle
snake" in 1846-50. Phil. Transact. (1853), p 62.
- ITO, S.: The enteric surface coat on cat intestinal microvilli.
J. Cell Biol. 27, 475-491 (1965).
- JACOBS, M.H.: Some aspects of cell permeability to weak
electrolytes. Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol. 8,
30-39 (1940).
- KANTER, G.S.: Renal clearance of glucose in hypothermic
dogs. Am. J. Physiol. 196 (4), 866-872 (1959).
- KAYE, G.I., H.O. WHEELER, R.T. WHITLOCK und N. LANE:
Fluid transport in the rabbit gall bladder. J. Cell Biol. 30,
237-268 (1966).
- KEYNES, R.D.: From frog skin to sheeprumen: A survey of
transport of salts and water across multicellular structures.
Quart. Rev. Biophys. 2 (3), 177-281 (1969).
- KENYON, K.R.: The synthesis of the basement membrane by
the corneal epithelium in bullous keratopathy. Invest.
Ophthalmol. 8 (2), 156-168 (1969).
- KIRSCHNER, L.B. und S. WAGNER: The site and permeability
of the filtration locus in the grayfish antennal gland.
J. exp. Biol. 43, 385-395 (1965).

- KISKER, L.G.: Über Anordnung und Bau der interstitiellen Binde-
substanzen von Helix pomatia. Z. wiss. Zool. 121,
64-125 (1923).
- KNOLL, Ph.: Über die Blutkörperchen bei wirbellosen Tieren.
Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Kl., Abt. 3,
102, 440 (1893).
- KOECHLIN, N.: Ultrastructures du plexus sanguin perioeso-
phagien; ses relations avec la néphridie de Sabella pavonina
SAVIGNY. C.R. Acad. Sc. Paris 262, Ser. D., 1266-1269
(1966).
- KOLLMANN, J.: Binde-Substanz bei Acephalen. Arch. mikr.
Anat. 13 (1877).
- KOMNICK, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur
funktionellen Morphologie des Ionentransportes in der Salz-
drüse von Larus argentatus (Silbermöve). I. Teil: Bau und
Feinstruktur der Salzdrüse. Protoplasma 56, 274-314 (1963a).
- Elektronenmikroskopische Untersuchungen der funktionellen
Morphologie des Ionentransportes in der Salzdrüse von Larus
argentatus (Silbermöve). II. Teil: Funktionelle Morphologie
der Blutgefäße. Protoplasma 56, 385-419 (1963b).
- Funktionelle Morphologie von Salzdrüsenzellen. (p 289-314)
in: Sekretion und Exkretion. Berlin-Heidelberg-New York;
Springer Verlag 1965.
- und K.E. WOHLFARTH-BOTTERMANN: Morphologie des
Cytoplasmas. Fortschr. Zool. 17, 1-154 (1964).
- KOWALEWSKY, A.: Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane.
Biol. Zbl. 9 (1889).
- KRAHELSKA, M.: Über den Einfluss der Winterruhe auf den histo-
logischen Bau einiger Landpulmonaten. Jena Z. Naturwiss.
46, 363-444 (1910).
- KROHN, A.: Über das wasserführende System einiger Cephalopo-
den. Arch. Anat. Physiol. v. MÜLLER (1839), p 353.

- KÜMMEL, G.: Das Cölomsäckchen der Antennendrüse von Cambarus affinis SAY (Decapoda, Crustacea). Zool. Beitr., N.F., 10, 227-252 (1964).
- Druckfiltration als ein Mechanismus der Stoffausscheidung bei Wirbellosen. In: Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle. 2. wiss. Konf. Ges. Dtsch. Naturf. u. Ärzte, p 203-227. Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag 1965.
- Die Podocyten. Zool. Beitr., N.F., 13 (2-3), 245-263 (1967).
- KURTZ, S.M. and J.D. FELDMANN: Experimental studies on the formation of the glomerular basement membrane. J. Ultrastruct. Res. 6, 19-27 (1962).
- LACAZE-DUTHIERS, H. de: Histoire anatomique et physiologique du pleurobranche orangé. Ann. Sci. nat. Zool. (Sér. 4) 11, 199-302 (1859).
- LANGER, K.: Das Gefäßsystem der Teichmuschel. II, Abt. Venöses und respiratorisches Gefäßsystem. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl. 12 (1856).
- LEE, J.C., S. HURLEY und J. HOPPER: Secretory activity of the juxta-glomerular granular cells of the mouse. Morphologic and enzyme histochemical observations. Lab. Invest. 15 (9), 1459-1476 (1966).
- LEUCKARDT, R.: Über die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.
- LEYDIG, Fr.: Über Paludina vivipara. Z. wiss. Zool. 2 (1850).
- Neue Beiträge zur Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschr. zur Feier des 100jährigen Bestehens d. Naturf. Ges. Halle 1879.
- LINDEMANN, W.: Urämie bei Cephalopoden. (ZIEGLER's) Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. 27, 491-493 (1900).

- LOEB, L.: Amoeboid movement and agglutination in amoebocytes of *Limulus* and the relation of these processes to tissue formation and thrombosis. *Protoplasma* 2, 512 - 553 (1927).
- LUFT, J.H.: Improvement in epoxy resin embedding methods. *J. biophys. biochem. Cytol.* 9, 409-414 (1961).
- MAN, N.K., P. KELLER, W. HALLAUER und J. SCHIRMEISTER:
Über den Mechanismus der renalen Lactat-Bearbeitung beim Menschen. *Klin. Wochenschr.* 47 (21), 1170-1172 (1969).
- MARTHY, H. - J.: Die Organogenese des Cölomsystems von *Octopus vulgaris* LAM. *Rev. Suisse Zool.* 75 (42), 723-764 (1968).
- MARTIN, A.W.: Recent advances in knowledge of invertebrate renal function. In: *Recent Advances in Invertebrate Physiology.* (p 247-276). Oregon: University of Oregon Publications 1957.
- und Florence M. HARRISON: Excretion. Chapter 11; in: *Physiology of Mollusca.* WILBUR, K.M. and YONGE, C.M. (ed's), New York and London: Academic Press 1966.
- MAUNSBACH, A.B., S.C. MADDEN und H. LATTA:
Variations in fine structure of renal tubular epithelium under different conditions of fixation. *J. Ultrastruct. Res.* 6, 511-530 (1962).
- Absorption of I^{125} -labeled homologous albumin by rat kidney proximal tubule cells. A Study of microperfused single proximal tubules by electron microscopic autoradiography and histochemistry. *J. Ultrastruct. Res.* 15, 197-241 (1966).
 - The influence of different fixatives and fixation methods on the ultrastructure of rat kidney proximal tubule cells.

- I. Comparison of different perfusion methods and of glutaraldehyde, formaldehyde and osmium tetroxide fixatives. J. Ultrastruct. Res. 15, 242-282 (1966).
- Observations on the ultrastructure and acid-phosphatase activity of the cytoplasmic bodies in rat kidney proximal tubule cells. J. Ultrastruct. Res. 16, 197-238 (1966).
- MEYER, W.Th.: Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa. Z. wiss. Zool. 85, 183-269 (1906/07).
- MILLER, F.: Hemoglobin absorption by the cells of the proximal convoluted tubule in mouse kidney. J. biophys. biochem. Cytol. 8, 689-718 (1960).
- MILLONIG, G.: Advantages of a phosphate buffer for osmium tetroxide solutions in fixation. J. appl. Phys. 32, 1637 (1961).
- MILLS, R.P. und R.C. KING: The pericardial cells of Drosophila melanogaster. Quart. J. micr. Sci. 106, 261-268 (1965).
- MÖLLENDORFF, W. v.: Einige Beobachtungen über den Aufbau des Nierenglomerulus. Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. 6, 441-450 (1927).
- Der Exkretionsapparat. Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen (v. MÖLLENDORFF). Berlin: Julius Springer 1930.
- NAEF, A.: 3. Teuthologische Notizen 11: zur Morphologie des Cölomsystems. Zool. Anz. 40 (12), 324-336 (1912).
- NECCO, Anna und R. MARTIN: Behaviour and estimation of the mitotic activity of the white body cells in Octopus vulgaris, cultured in vitro. Exp. cell Res. 30, 588-590 (1963).
- NISBET, R.H. und Jenifer M. PLUMMER: Fibroblast and collagen in Achatinidae. J. Physiol. (Lond.) 196, 18 P - 20 P (1968).

- NOLD, R.: Die Histologie des Blutgefäßsystems und des Herzens von Helix pomatia L. Dissertation. (1919).
- OLIVER, J.: The structure of metabolic process in the nephron. J. Mt. Sinai Hosp. 15, 175-222 (1948).
- , M. MacDOWELL und Y.C. LEE: Cellular mechanisms of protein metabolism in the nephron. I. The structural aspects of protein-uria; tubular absorption, droplet formation, and the disposal of protein. J. exp. Med. 99, 589-604 (1954).
- OSCHMAN, J. L. und Betty B. WALL: The structure of the rectal pads of Periplaneta americana L. with regard to fluid transport. J. Morphol. 127 (4), 475 (1969).
- OSWALDO, Lydia und H. LATTA: The thin limbs of the loop of HENLE. J. Ultrastruct. Res. 15, 144-168 (1966).
- PALADE, G. E.: A study of fixation for electron microscopy. J. exp. Med. 95, 285-297 (1952).
- PEASE, D. C.: Fine structures of the kidney seen by electron microscopy. J. Histochem. Cytochem. 3 (4), 295-308 (1955).
- Electron microscopy of tubular cells of kidney cortex. Anat. Record 121, 723-743 (1955).
- Infolded basal plasma membranes found in epithelia noted for their water transport. J. biophys. biochem. Cytol. 2 (4), Suppl., 203-208 (1956).
- und R. F. BAKER: Electron microscopy of the kidney. Amer. J. Anat. 87, 349-390 (1950).
- PEKELHARING, C. A.: Le tissu conjonctif chez l'huitre. Petrus Camper. I. 1902.
- PICKEN, L. E. R.: The mechanism of urine formation in invertebrates. II. The excretory mechanism in certain mollusca. J. exp. Biol. 14, 20-34 (1937).
- PLUMMER, Jenifer M.: Collagen-formation in Achatinidae (Pulmonata) associated with a specific cell type. Proc. malacological Soc. Lond. 37, 189-198 (1966).

- POTTS, W.T.W.: Ammonia excretion in an octopus (abstract).
(In: 47. Annual meeting of the Federation of American Societies for Experimental Biology, 1963). Fed. Amer. Soc. Exp. Biol. 22 (2/7), 662 (1963).
- Ammonia excretion in Octopus dofleini. Comp. Biochem. Physiol. 14 (2), 339-355 (1965).
 - Excretion in the molluscs. Biol. Rev. 42, 1-41 (1967).
 - Aspects of excretion in the molluscs. Symp. zool. Soc. Lond. 22, 187-192 (1968).
 - und A.W. MARTIN: The process of ammonia excretion in an octopus. Proc. Internat. Congr. Zool. 16, 78 (1963).
 - und M. TODD: Kidney function in the octopus. Comp. Biochem. Physiol. 16, 479-489 (1965).
 - und G. PARRY: Osmotic and ionic regulation in animals. Oxford-London-New York-Paris: Pergamon Press 1968.
- RASMONT, R.: Structure et ultrastructure de la glande coxale d'un scorpion. Ann. Soc. roy. zool. Belg. 89, 239-272 (1960).
- RAY-LANCASTER, E.: The supposed taking in and shedding out of water in relation to the vascular system of molluscs. Zool. Anz. 7 (1884).
- REDFIELD, A.C.: The hemocyanins. Biol. Rev. 9, 175-212 (1934).
- RENANT, : Sur les cellules godronnées
C.R. Acad. Sci. Paris 90 (1880).
- RHODIN, J.A.G.: The diaphragm of capillary endothelial fenestrations. J. Ultrastruct. Res. 6, 171-185 (1962).
- Correlation of ultrastructural organization and function in normal and experimentally changed proximal convoluted cells of the mouse kidney. Karolinska Institutet, Stockholm, Aktiebolaget Godvil 1954.

- RIFKIN, E., T.C. CHENG und H.R. HOHL: An electron microscope study of the constituents of encapsulating cysts in the American oyster, Crassostrea virginica, formed in response to Tylocephalum (Metacestodes). J. Invertebrate Pathol. 14, 211-226 (1969).
- ROBERTSON, J.D.: Osmotic and ionic regulation. (Chapter 9; in: Physiology of Mollusca. WILBUR, K.M., YONGE, C.M., ed's;). New York: Academic Press 1964.
- ROBERTS, J.S. und B. SCHMIDT-NIELSEN: Renal structure and excretion of salt and water by three terrestrial lizards. Amer. J. Physiol. 211, 476-486 (1966).
- ROGERS, D.C.: Fine structure of the epineural connective tissue sheath of the subesophageal ganglion in Helix aspersa. Z. Zellforsch. 102, 99-112 (1969).
- ROSEN, S. und C. TISHER: Observations on the rhesus monkey, Macaca mulatta. Glomerulus and juxtaglomerular apparatus. Lab. Invest. 18, 240-248 (1968).
- RUDELLELL, C.L.: A cytological and histochemical study of the wound repair in the Pacific oyster, Crassostrea gigas. Ph. D. Thesis, Univ. of Wash. 1969.
- und S.R. WELLINGS: The ultrastructure of the oyster brown cell, a cell with a fenestrated plasma membrane. Z. Zellforsch. 120, 17-28 (1971).
- RUSKA, H., D.H. MOORE und J. WEINSTOCK: The base of the proximal convoluted tubule cells of the rat kidney. J. biophys. biochem. Cytol. 3, 249-254 (1957).
- SCHAFFER, J.: Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanzen. III. Teil. Z. wiss. Zool. 97, 1-90 (1910).

- SCHIPP, R. und A. SCHÄFER: Vergleichende elektronenmikroskopische Untersuchungen an den zentralen Herzorganen von Cephalopoden, (Sepia officinalis). Feinstruktur und Funktion der Kiemenherzen. Z. Zellforsch. 101, 367-379 (1969).
- - Zur Feinstruktur und Funktion der Pericardialdrüse der Cephalopoden. Verh. dtsch. zool. Ges. 64, 113-117 (1971).
- , P. HÖHN und A. SCHÄFER: Elektronenmikroskopische und histochemische Untersuchungen zur Funktion des Kiemenherzanhangs (Pericardialdrüse) von Sepia officinalis. Z. Zellforsch. 117, 252-274 (1971).
- SCHMEKEL, L.: Zur Feinstruktur der Spezialzellen von normal ernährten und hungernden Aeolidiern (Gastropoda, Nudibranchia). Z. Zellforsch. 124, 419-432 (1972).
- SCHMIDT-NIELSEN, B. und L.E. DAVIS: Fluid transport and tubular intercellular spaces in reptilian kidneys. Science N.Y. 159, 1105-1108 (1968).
- , K.H. GERTZ und L.E. DAVIS: Excretion and ultrastructure of the antennal gland of the fiddler crab, Uca mordax. J. Morphol. 125, 473-495 (1968).
- SCHMITT, F.O., C.E. HALL und Mary A. JAKUS: Electron microscope investigations of the structure of collagen. J. Cell. Comp. Physiol. 20, 11-33 (1942).
- SCHNEIDER, L.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Konjugation von Paramecium. 1) Die Auflösung und Neubildung der Zellmembran bei den Konjuganten. (Zugleich ein Beitrag zur Morphogenese cytoplasmatischer Membranen). Protoplasma 56, 109-140 (1963).
- SIEBOLD, E.Th. v.: In SIEBOLD-STANNIUS' Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie. 1. Teil. Berlin: Veit & Cie 1848.
- SITTE, H.: Beziehungen zwischen Zellstruktur und Stofftransport in der Niere. In: Funktionelle und Morphologische

- Organisation der Zelle. Sekretion und Exkretion.
Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag 1965.
- SJÖSTRAND, F.S.: The ultrastructure of the outer segments of rods and cones of the eye as revealed by the electron microscope. J. cell. comp. Physiol. 42, & Suppl. 15-44 (1953).
- und J. RHODIN: The ultrastructure of the proximal convoluted tubules of the mouse kidney. J. appl. Phys. 24, 116 (1953).
- SMITH, D.S.: Insect Cells. Their structure and function.
Edinburgh: Oliver and Boyd Ltd. 1968. p 171-181.
- SOLGER, B.: Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge der Cephalopoden. Zool. Anz. 4, 379-380 (1881).
- STANG-VOSS, Christiane: Zur Ultrastruktur der Blutzellen wirbelloser Tiere. III. Über die Hämocyten der Schnecke Lymnea stagnalis L. (Pulmonata). Z. Zellforsch. 107, 142-156 (1970).
- STEIN, J.E. und J.G. MACKIN: A study of the nature of pigment cells of oysters and the relation of their numbers to the fungus disease caused by Dermocystidium marinum. Texas J. Sci. 7, 422-429 (1955).
- STROHL, J.: E. Mollusken. 1. Anatomische Vorbemerkungen über die Emunktorien der Mollusken. Aus: Handb. vergl. Physiol. WINTERSTEIN 1924.
- STRANGWAYS-DIXON, J. und D.S. SMITH: The fine structure of gill "podocytes" in Planulirus argus (Crustacea). Tissue & Cell 2 (4), 611-624 (1970).
- SVEDBERG, T. und G. ERIKSSON: The molecular weight of the hemocyanin of Octopus vulgaris. J. Amer. chem. Soc. 54, 4730 (1932).

- THAEMERT, J. C.: The ultrastructure and the disposition of vesiculated nerve processes in smooth muscle. *J. Cell Biol.* 16, 361-377 (1963).
- THOENES, W.: Transportwege in den Harnkanälchen der Säugerniere. In: Funktionelle und Morphologische Organisation der Zelle. Sekretion und Exkretion. Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag 1965.
- TISHER, C. C., Ruth E. BULGER und B. F. TRUMP: Human renal ultrastructure. I. Proximal tubule of healthy individuals. *Lab. Invest.* 15 (8), 1357-1394 (1966).
- TORMEY, J. McD. und J. M. DIAMOND: The ultrastructural route of fluid transport in rabbit gall bladder. *J. gen. Physiol.* 50, 2031-2060 (1967).
- TYSON, G. E.: The fine structure of the maxillary gland of the brine shrimp, Artemia salina: The end sac. *Z. Zellforsch.* 86, 129-138 (1968).
- VIGELIUS, W. J.: Über das Exkretionssystem der Cephalopoden. *Niederl. Arch. Zool.* 5, 115-184 (1880).
- WESSING, A.: Die Funktion der MALPIGHI'schen Gefäße. p 228-268. In: Funktionelle und Morphologische Organisation der Zelle. Sekretion und Exkretion. Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag 1965.
- Funktionsmorphologie von Exkretionsorganen bei Insekten. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, Heidelberg, 633-681 (1967).
- WETEKAMP, Fr.: Bindegewebe und Histologie der Gefäßbahnen von Anodonta cellensis. *Z. wiss. Zool.* 112, 433-526 (1914/15).
- WILKE, Ute: Feinstruktur des Glomerulus von Glossobalanus minutus KOWALEWSKY (Enteropneusta). *Cytobiol.* 5, 439-447 (1972).

- WINTERSTEIN, H.: Zur Kenntnis der Blutgase wirbelloser Seetiere. *Biochem. Z.* 19, 384-424 (1909).
- WOLBURG-BUCHHOLZ, Karen: Blaszellen im Bindegewebe des Schlundrings von Cepaea nemoralis L. (Gastropoda, Stylommatophora). I. Feinstruktur der Zellen. *Z. Zellforsch.* 128, 100-114 (1972).
- WONDRAK, G.: Die Ultrastruktur der Zellen aus dem interstiellen Bindegewebe von Arion rufus L. (Pulmonata, Gastropoda). *Z. Zellforsch.* 95, 249-262 (1969).
- YAMADA, E.: The fine structure of the renal glomerulus of the mouse. *J. biophys. biochem. Cytol.* 1 (6), 551-566 (1955).
- ZEBE, E.: Feinbau und Funktionsweise der Muskeln in vergleichender Sicht. *Zool. Anz., Suppl.* 30, 54-80 (1967).
- ZELANDER, T.: Ultrastructure of the mouse adrenal cortex. An electron microscopic study in intact and hydrocortisone treated male adults. *J. Ultrastruct. Res., Suppl.* 2, 1-111 (1959).
- ZIMMERMANN, K. W.: Über den Bau des Glomerulus der Säugerniere. *Z. mikr.-anat. Forsch.* 32, 176-278 (1933).

Lebenslauf

Am 2. September 1936 wurde ich, Astrid Hildegard Anna Witmer, geb. Walter, als ältestes von fünf Kindern des Diplom-Ingenieurs Karl Walter und seiner Ehefrau Hildegard, geb. Raschke, in Nürnberg geboren.

Hauptwohnsitz meiner Eltern war Berlin; es folgte Kriegsversetzung nach Stettin.

1945: Flucht aus Stettin-Finkenwalde.

Ab 1943 Volksschule in: Finkenwalde, Wolfsburg, Freudenstadt, Offenburg, Bruchsal, Erlangen.

1948 - 1957 besuchte ich das altsprachliche Gymnasium Fridericianum in Erlangen, das ich mit dem Reifezeugnis verliess.

1957 - 1958: Ausbildung als Tontechnikerin am Rundfunktechnischen Institut, Nürnberg.

1958 - 1960: Anstellung als Tontechnikerin bei RIAS Berlin.

1961 - 1963: Auslandsaufenthalt in Kanada (u.a. Ottawa University) und Amerika (Marquette University).

1963 - 1968: Studium der Naturwissenschaften an der Freien Universität Berlin.

Dort besuchte ich Vorlesungen von den Professoren Ulrich, Günther, Lüers, Kümmel, Urich, Brandenburg (in Zoologie); Eckardt, Thielke, Reinert (in Botanik); Broser, Jahr (in Chemie); Lassen (in Physik); Plieth (in Thermodynamik); Überreiter (in Mathematik); Büchi (in Anthropologie) und Kühne (in Paläontologie).

1966: Vordiplomsprüfung in den Fächern: Zoologie, Botanik, Chemie, Physik.

1968 - 1972: Anfertigung der Doktorarbeit im Ausland (Amerika) unter der Anleitung meines verehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. G. Kümmel.

